ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 73

1

ЯНВАРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1988

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *А. Х. Салтанаева* и *К. С. Фридлянд*

Сдано в набор 9.10.87. Подписано к печати 31.12.87. М-17373. Формат бумаги $70 \times 100^{1}/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.30.
Усл. кр.-отт. 14.75. Уч.-изд. л. 16.08. Тираж 2554. Тип. зак. 2079.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 73

1

ЯНВАРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1 9 8 8

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК 581.412 : 582.992

Т. В. Шулькина

АРХИТЕКТУРНЫЕ МОДЕЛИ В СЕМЕЙСТВЕ *CAMPANULACEAE S. STR.*, ИХ ГЕОГРАФИЯ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ

T. V. SHULKINA. ARCHITECTURAL MODELS IN THE *CAMPANULACEAE S. STR.* FAMILY, THEIR GEOGRAPHY AND POSSIBLE WAYS OF TRANSFORMATION

Исследованы архитектурные модели видов 28 родов семейства, жизненные формы которых включают не только многолетние травы, но также древовидные растения, травянистые лианы и однолетники. Среди древовидных выделены карликовые модели Холтума, Корнера, Томлинсона. Полудревесные отнесены к особой сборной модели. Установлено, что архитектурные модели травянистых видов разнообразны и не копируют древесные модели. В пределах трех моделей, предложенных Т. И. Серебряковой, выделено несколько вариантов на основании различий в ритме годичного развития и поведения боковых побегов. Показано, что модели имеют некоторую географическую и экологическую приуроченность. Выяснилось, что видам, принадлежащим к модели с удлиненными, безрозеточными побегами, свойственны многие черты, являющиеся в семействе анцестральными.

Архитектурные модели травянистых растений изучены еще слабо. Если для древесных предложена стройная система (Halle, Oldeman, 1970) и в будущем можно ожидать лишь ее уточнения, то по травянистым до последнего времени были только описания отдельных примеров. Предположение F. Halle и R. Oldeman о том, что травянистые растения копируют в миниатюре модели древесных, может быть реализовано в какой-то степени для трав бессезонного климата. У травянистых растений сезонного климата ежегодно отмирают почти все наземные части и систему остающихся многолетних органов просто невозможно соотнести с моделями древесных.

Т. И. Серебряковой (1977, 1983) были предложены новые архитектурные модели, разработанные специально для травянистых растений. Эти 3 «модели побегообразования», как они названы, носят общий характер, и, как отмечает сам автор, ими «разнообразие архитектурных моделей трав, конечно, не исчерпывается» (Серебрякова, 1977 : 116).

Составление общей системы моделей побегообразования травянистых растений как сезонного, так и бессезонного климата будет возможно после выявления их разнообразия. Вместе с тем установление разнообразия моделей — не единственная задача при исследовании побеговых систем трав. Не менее важно определить, существуют ли эколого-географические закономерности в их распространении и каковы пути возможных трансформаций моделей и, следовательно, пути их эволюции. Естественно, что для этих целей исследование должно базироваться на видах определенного таксономического родства.

В данной статье рассматривается разнообразие архитектурных моделей в пределах сем. *Campanulaceae* Juss. s. str. Представители семейства широко распространены на земном шаре и встречаются в различных экологических условиях. Кроме того, в пределах семейства имеются разные типы жизненных форм, включающие травянистые однолетние, многолетние и древовидные ра-

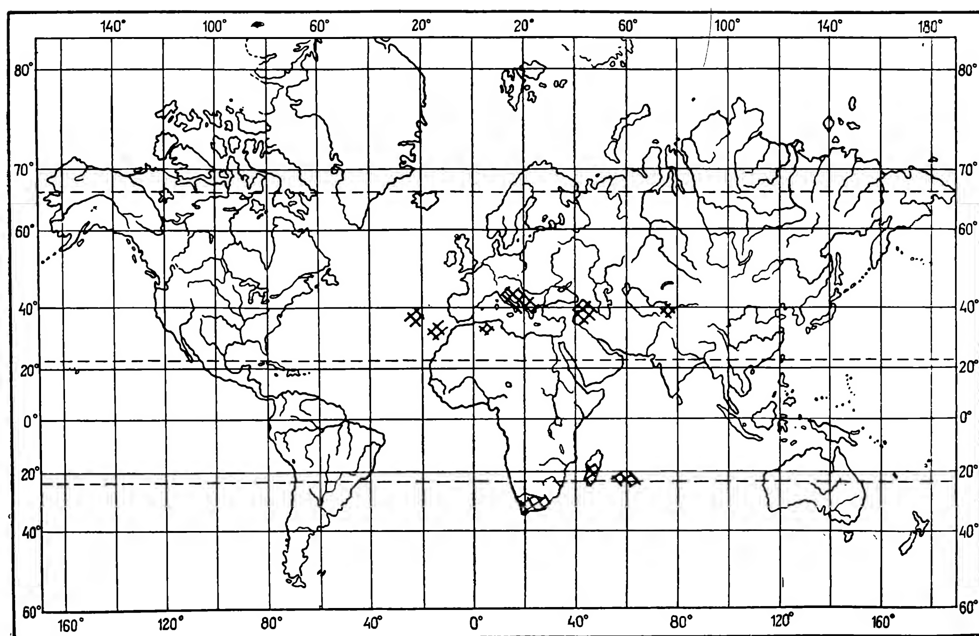


Рис. 1. Распространение древовидных и полудревесных жизненных форм видов сем. *Campanulaceae.*

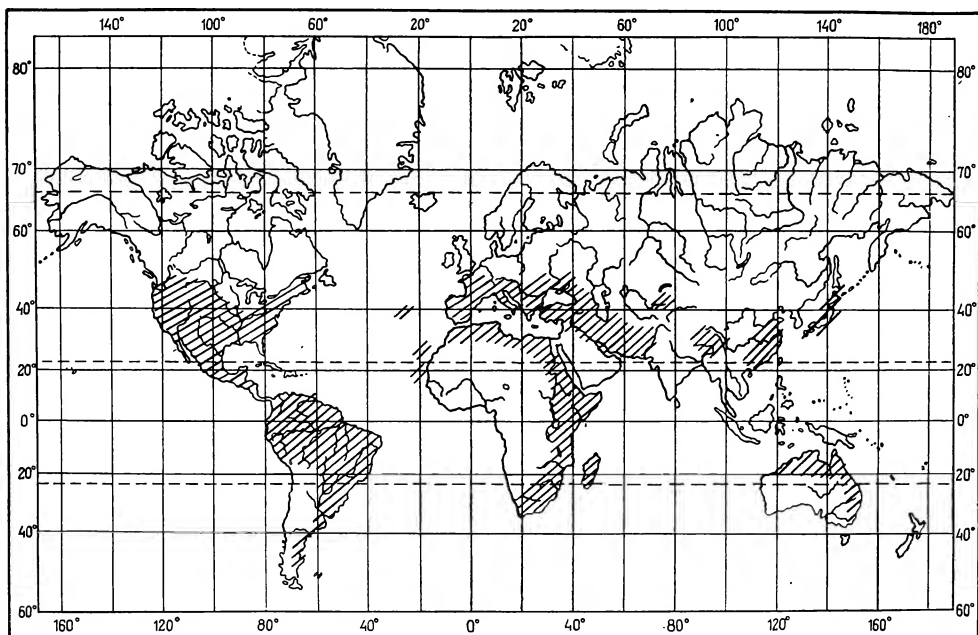


Рис. 2. Распространение однолетних жизненных форм видов сем. *Campanulaceae.*

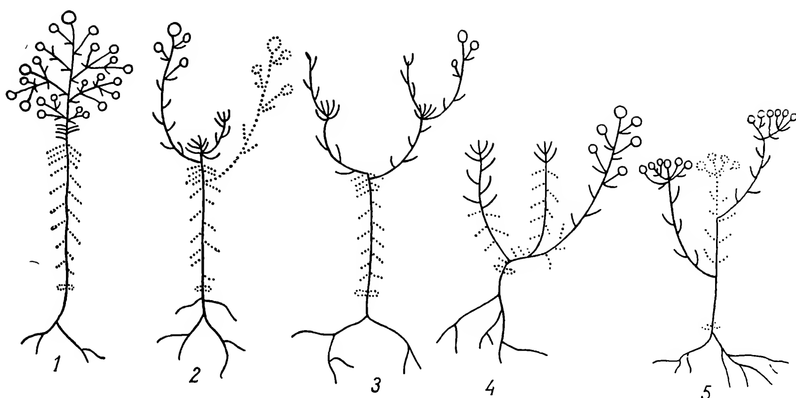


Рис. 3. Архитектурные модели основных древовидных и полудревесных жизненных форм видов сем. *Campanulaceae*.

1 — модель Холтума (*Musschia wollastonii*); *2, 3* — модель Корнера (*Azorina vidalii*); *4* — модель Томлинсона (*Musschia aurea*); *5* — модель полукустарника (*Trachelium caeruleum*). (Подробные объяснения см. в тексте).

стения. Следовательно, в семействе можно ожидать разнообразия моделей, а это в свою очередь поможет пролить свет на их генезис. Богатство биоморф в этом семействе иллюстрируется тем обстоятельством, что представители *Campanulaceae* почти полностью заполняют систему жизненных форм, предложенную И. Г. Серебряковым (1962). Исключения немногочисленны (Шулькина, 1978).

В спектре жизненных форм *Campanulaceae* подавляющее большинство родов (30) представлено многолетними травами, т. е. семейство, согласно классификации E. Sinnot, J. Bailey (1914) и предложенной терминологии Я. И. Проханова (1965), должно быть названо олигоксильным. Кроме многолетних трав, в 15 родах обнаружены древовидные или полудревесные жизненные формы. Однолетники имеются в 11 родах, а в 4 есть травянистые лианы (рис. 1, 2).

Древовидные колокольчики — карликовые канделябровидные деревца и кустарники, обычно не превышающие двух метров высоты во время цветения (*Azorina* Feer, *Berenice* Tül., *Heterochaenia* A. DC., *Musschia* Dumort.). Среди них можно выделить несколько архитектурных моделей, соответствующих моделям древесных, предложенных Halle, Oldeman (1970). Ввиду необычности древовидных жизненных форм в пределах «травянистого» семейства сведения, касающиеся их онтоморфогенеза, приведены подробнее, чем данные по онтоморфогенезу травянистых видов. Растения выращивались в оранжереях, а травянистые еще и в открытом грунте (рис. 3).

1. Модель Холттума (modele Holttum). В пределах сем. *Campanulaceae* этой модели соответствует *Musschia wollastonii* Lowe. Согласно системе C. Raunkiaer (1937), это вечнозеленый нанофанерофит без почечных чешуй; по H. Meusel (1975), — канделябровидное карликовое деревцо. Растение во время цветения достигает 1.5 м выс., имеет довольно толстый неветвящийся ствол, увенчанный пышной розеткой листьев, над которой возвышается мощное раскидистое соцветие с желтыми крупными цветками. Как первые, так и последующие метамеры имеют ясно выраженные междоузлия, длина которых сокращается к концу первого вегетационного сезона, и в дальнейшем листья собраны в розетку. Листья в течение года появляются без перерыва, но зимой в меньшем числе, чем весной и летом. Отмершие листья не опадают, так как отделительного слоя не образуется. К цветению переходят растения в возрасте 4 или 5 лет, ствол которых достигает 50—100 см, а листья 30—70 см дл. В центральной открытой почке сначала закладываются бутоны верхних цветков, затем междоузлия на-

чинают удлиняться и большинство цветков закладывается в процессе открытого роста. Соцветие брактеозное, закрытое, монотелическое, кистевидный тирс составляет больше половины всей высоты растения. Общая продолжительность цветения 6—7 мес. Корневая система представлена главным корнем (20—30 см) и придаточными корнями, возникающими в основном на гипокотиле. После плодоношения растение отмирает.

Таким образом, *Musschia wollastonii* — монокаульное, монокарпичное древовидное растение. К этому же типу, по-видимому, относятся виды *Heterochaenia* A. DC.

2. Модель Корнера (modele Corner). *Azorina vidalii* (Wats.) Feer. Согласно классификации Raunkiaer, это вечнозеленый нанофанерофит без почечных чешуй; по Meusel, — канделябровидное карликовое деревцо. Азорина во время цветения достигает 1—2 м выс. Ствол несет на верхушке розетку небольших листьев. Репродуктивные побеги пазушные, намного превышающие главный ствол.

Первые листья у проростков цельнокрайные удлиненные, расположены спирально по формуле 2/5 в значении ортостих, длина междоузлий от 2 до 10 мм. В течение первого года побег интенсивно растет в высоту и достигает 30—60 см. В конце вегетационного периода междоузлия у вновь образовавшихся метамеров не разрастаются — листья тесно сближены в розетке. В дальнейшем на главном побеге образуются только метамеры с укороченными междоузлиями. Побег остается вегетативным с розеткой зеленых листьев. Длительность роста каждого листа около 30 дн, а продолжительность жизни около 3 мес. Листья появляются непрерывно и наиболее интенсивно весной и летом. Отмершие листья не опадают, так как отделительного слоя не образуется. В первый же год и затем ежегодно в пазухе зеленых листьев из меристематических бугорков формируются боковые побеги в числе 5—7. На третий, иногда пятый год верхушка силлептического побега преобразуется в соцветие. Одновременно на 3-летнем растении могут зацвести 5—10 побегов. После плодоношения побеги нацело отмирают.

Главный побег при выращивании в искусственных условиях остается неветвящимся, но при механическом повреждении апикальной меристемы картина меняется, а именно меняется «поведение» боковых побегов, предназначенных для цветения. Вместо удлиненных междоузлий у них начинают образовываться только укороченные, т. е. появляются розетки, из пазух листьев которых возникают репродуктивные побеги, имеющие удлиненные междоузлия. Следовательно, боковые побеги копируют «поведение» главного и замещают его, что можно назвать реитерацией, согласно R. Oldeman (1974) и P. Tomlinson (1982). Повреждение верхушки побега, при котором погибают все зеленые листья, приводит к гибели растения, поскольку способность к новообразованию сохраняет лишь меристема в пазухе зеленых листьев, а у отмерших — пазушная меристема паренхиматизируется.

Корневая система у 4-летнего растения представлена утолщенным в основании и резко сбежистым главным корнем, 3—5 боковыми и 5—9 придаточными гипокотильными корнями. *Azorina* характеризуется относительной долговечностью: в условиях культуры 30-летние экземпляры цветут и плодоносят.

Таким образом, *Azorina* является примером модификации модели Корнера, отличаясь от классической системы тем, что боковые ветви многолетние и несут соцветия. Кроме того, *Azorina* может развиваться как канделябровидный кустарник.

3. Модель Томлинсона (modele Tomlinson). *Musschia aurea* Dumort. Согласно классификации Raunkiaer, это хамефит; по Meusel, — карликовый кустарник. Растение во время цветения достигает 70—100 см, имеет несколько ортотропных побегов, чуть полегающих в базальной части.

У проростков эпикотиль около 1.5 см, длина междоузлий в среднем 1.5—2 см.

В первый же месяц из пазух семядолей и нижних листьев вырастают боковые побеги, которые быстро догоняют главный. Двухлетние растения имеют от 3 до 5 побегов, достигающих 35—50 см выс. и 1—1.5 см в диам. Междоузлия короткие, листья собраны в розетках на концах побегов. Длительность жизни одного листа от 3 до 5 мес. Старые листья засыхают и остаются долго на побеге. Сформированных пазушных почек нет, но пазушная меристема способна образовывать боковые побеги, как ответ на травму. Четырех-пятилетние растения достигают примерно 50 см выс., стебли их до 1 см в диам. Цветение наблюдается у 6—7-летних экземпляров. Соцветие образуется из терминальной открытой почки одного из побегов. После плодоношения репродуктивный побег отмирает, остается лишь базальная его часть; вегетативные побеги сохраняются, следовательно, *M. aurea* — поликарпик.

Корневая система состоит из главного корня, боковых и придаточных гипокотильных корней. Таким образом, архитектурная модель *Musschia aurea* — это вариант modele Tomlinson, где ветви эквивалентные.

Исследования анатомического строения стелы (Шулькина, Зыков, 1980) показали, что ни одно из вышеупомянутых растений нельзя называть пахикаульным, поскольку древесинная паренхима у них скудная.

Кроме указанных древовидных форм, в семействе отмечены также кустарнички. Эта жизненная форма встречается в основном у видов родов Южной Африки *Roella*, *Prismatocarpus*, *Rhigiophyllum*. В частности, *Roella compacta* Thunb. ex A. DC., *Prismatocarpus diffusus* A. DC. и другие виды образуют небольшие подушки от 20 до 50 см выс. Исследование онтогенеза *Roella ciliata* L. показало, что на ранних стадиях развития у растений образуется укороченный побег, эпикотиль не развит, но 6—7-й метамеры имеют удлиненные междоузлия. В пазухе листьев в первый же год возникают боковые укороченные побеги. Ежегодный прирост небольшой, и взрослые многолетние растения едва достигают 50—60 см. По-видимому, эти виды можно отнести к modele Leeuwenberg, естественно, карликовой и видоизмененной.

4. Модель ветвления полукустарников и полукустарничков соединяет в себе черты моделей Чемберлена (modele Chamberlain), Кван-Кориба (modele Kwan-Koriba), Томлинсона (modele Tomlinson). В отличие от modele Chamberlain у данных растений после первого цветения появляются сразу же несколько побегов замещения, поэтому ветвление может быть как акросимподиальным, так и мезосимподиальным. Кроме того, период активной жизнедеятельности чередуется с периодом некоторого покоя при сохранении, однако, зеленых листьев. Ритмичность вегетационных процессов — черта общая с modele Kwan-Koriba. В то же время ортотропность, а не плагиотропность побегов, — черта отличия от той же модели. В тех случаях, когда надземные побеги почти полностью погибают, ветвление напоминает modele Tomlinson. Сказанное позволяет считать данный образец побегообразования особой архитектурной моделью, к которой можно отнести виды *Trachelium* L., некоторые виды *Diosphaera* Buser, *Feeria* Buser, *Campanula* L., *Wahlenbergia* Schrad. ex Roth.

У проростков *Trachelium caeruleum* L. эпикотиль обычно не развит, первые метамеры имеют укороченные междоузлия, но начиная с 6-го междоузлия становятся удлиненными. В июле из пазух нижних листьев обычно отрастают боковые побеги с удлиненными междоузлиями, которые вскоре догоняют главный. Цветут растения чаще всего на второй год. Соцветие — щитковидный тирс, брактеозное, закрытое. Новые побеги появляются из пазушной меристемы в верхней или средней части побега, что определяет как величину отмирающей части, так и той части, которая войдет в систему многолетней скелетной оси. Исследования онтогенеза позволяют увидеть еще одно отличие данной модели от упомянутых древовидных, а именно в начале онтогенеза главный побег проходит «стадию розетки».

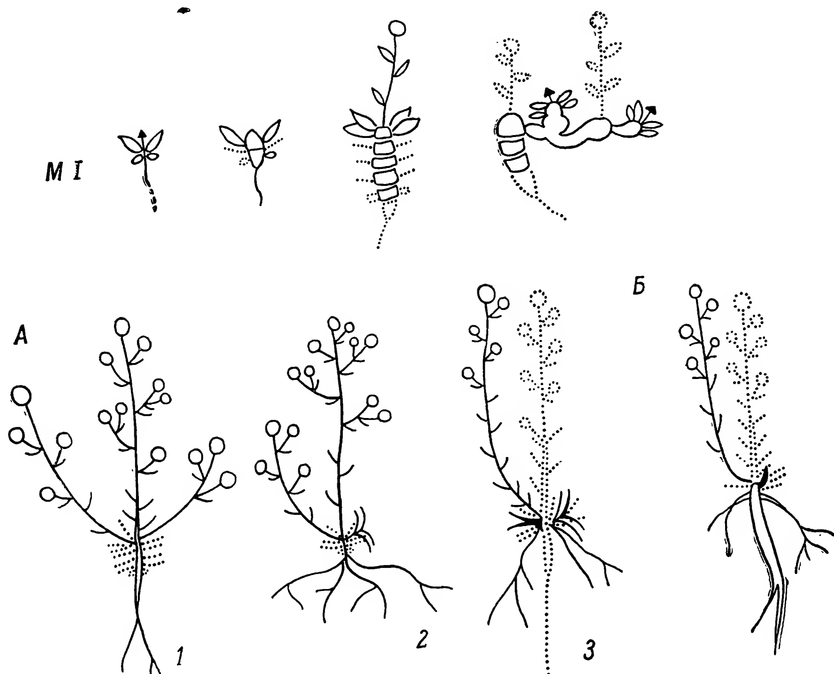


Рис. 4. Основные варианты побегообразования у видов сем. *Campanulaceae* в пределах архитектурной модели I Серебряковой (схемы, подробные объяснения в тексте).

Жизненные формы травянистых *Campanulaceae* весьма разнообразны. Среди них отмечены, во-первых, поликарпики и монокарпики, во-вторых, стержнекорневые, кистекорневые, корневищные, дерновые, ползучие, столоно- и клубнеобразующие, корнеотпрысковые и, наконец, эпифиты и лианы. Здесь обнаружены все 3 архитектурные модели трав, предложенные Серебряковой. Кроме того, учет годичной ритмики растения, облиственности и длительности жизни его главного побега, поведение боковых позволяют не только установить варианты в пределах каждой из них, но и выделить новые модели побегообразования.

Модель I Серебряковой. Характеризуется автором как многолетняя трава с однотипными полурозеточными закрытыми побегами. Среди наиболее отличительных признаков отмечены: главный побег сначала розеточный, потом удлиненный; боковые побеги поли-, ди- и моноциклические; репродуктивные части побега ежегодно отмирают, остаются розетки и корневища надземного происхождения. Филлотаксис побега и ритмика не уточняются.

Данная модель побегообразования отмечена у большинства видов родов *Adenophora* Fisch., *Astrocodon* Fed., *Asyneuma* Griseb. et Schenk, *Campanulastrum* Small, *Jasione* L., *Michauxia* L'Herit., *Petromarula* Vent. ex Hedwig fil., *Physoplexis* (Endl.) Schur, *Phyteuma* L., *Popoviocodonia* Fed., *Symphyandra* A. DC., *Zeugandra* Davis, некоторых видов *Campanula* L. (рис. 4).

В пределах данной модели можно выделить 2 группы, различающиеся типом годичного ритма.

IA. Растения не имеют периода покоя, укороченный (розеточный) побег постоянно несет зеленые листья, удлиненный репродуктивный побег облиственный. Листорасположение, как правило, спиральное. Подземные органы в виде системы стержневого корня или придаточной кистевой системы. Дальнейшее подразделение основано на различиях в поведении пазушных побегов.

1. Боковые побеги силлептические полурозеточные или удлиненные репродуктивные, зацветают в тот же год, что и главный. Монокарпики со сроком жизни от одного до нескольких лет. *Campanula mirabilis* Albov.

2. Боковые побеги силлептические, полурозеточные, частью из них сохраняются в виде розетки после гибели главного побега и зацветают в последующие годы. Почек возобновления, закрытых специализированными чешуями, нет. Малолетники. *Campanula charadzae* Grossh.

3. Боковые побеги силлептические укороченные, имеют придаточную корневую систему. После отмирания главного побега боковые обособляются и как самостоятельные растения повторяют цикл развития материнского. Монокарпики с вегетативным возобновлением. *Campanula primulifolia* Brot., *C. punctata* Lam.

IБ. Взрослые растения имеют период покоя. В течение виргинильного периода главный побег представлен розеткой листьев. У взрослых растений удлиненный репродуктивный побег полурозеточный облиственный, монокарпический, но в отдельных случаях листья розетки не развиваются и представлены лишь катафиллами на подземной части побега (*Adenophora*). Листорасположение чаще спиральное, реже мутовчатое. Подземные органы в виде системы главного корня, усиленной у многих видов придаточными корнями. *Astrocodon*, *Asyneuma*, *Adenophora*, *Phyteuma* (ряд видов).

Таким образом, I модель может быть представлена растениями, не имеющими периода покоя (IA), и растениями с четко выраженным периодом покоя во взрослом состоянии (IБ). При этом в первой группе выделяются 3 варианта в зависимости от поведения боковых силлептических побегов с различной продолжительностью жизни.

Модель II Серебряковой. Характеризуется автором как многолетняя трава с однотипными безрозеточными открытыми и закрытыми побегами. Все побеги удлиненные, моноциклические, в первый же сезон отмирающие до нижних узлов. Главный побег никогда не доходит до цветения. Корневище строго симподиальное. Корневая система рано становится полностью придаточной. К данной модели можно отнести виды из родов *Campanumoea* Blume, *Canarina* L., *Codonopsis* Wall., *Cyananthus* Wall. ex Benth., *Leptocodon* Hook. f. et Thoms., *Ostrowskia* Regel, *Platycodon* A. DC., а также *Gadellia* Schulkina (рис. 5).

Жизненные формы этих растений отличаются рядом признаков от приведенных при характеристике модели. Основные отличия состоят в следующем. Во-первых, быстроразвивающиеся растения, такие как *Gadellia*, некоторые виды *Codonopsis*, зацветают, как правило, в первый же год, т. е. к цветению у них переходит именно главный побег. При благоприятных условиях, а конкретно в жаркое лето, в первый же год зацветают *Platycodon*, *Leptocodon*. Следовательно, отсутствие цветения у главного побега не является обязательной чертой модели. Во-вторых, у всех названных растений подземные органы представлены системой главного корня. Помимо него, у ряда видов имеются и придаточные корни, но главный сохраняется долго. У видов *Canarina*, *Campanumoea*, *Ostrowskia* и некоторых видов *Codonopsis* главный корень и гипокотиль образуют толстый клубень. Следовательно, утрата главного корня не есть признак, характеризующий данную модель. Моноциклические побеги чаще всего прямостоячие, но могут быть лианоидными (*Canarina*, некоторые виды *Codonopsis*), полегающими (некоторые виды *Cyananthus*). Листорасположение у большинства видов названных родов супротивное (*Campanumoea*, *Codonopsis*, *Platycodon*), а у взрослых растений часто мутовчатое (*Canarina*, *Ostrowskia*), реже очередное (*Gadellia*).

Таким образом, II модель может быть охарактеризована прежде всего наличием строгого годичного ритма, симподиальным ветвлением системы побегов, каждый из которых монокарпический, моноциклический, как правило, с удлиненными междоузлиями. Виргинильный период различной продолжительности — от одного года до нескольких лет. Подземные органы разнообразны.

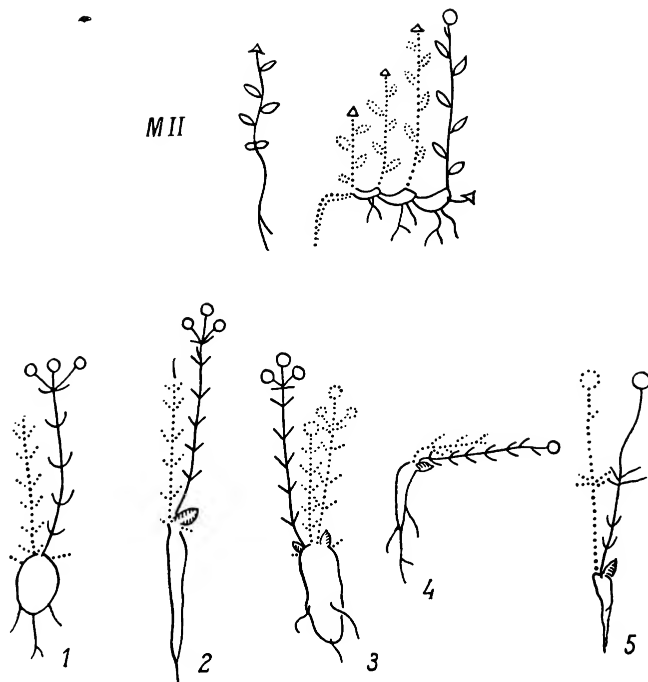


Рис. 5. Основные варианты побегообразования в пределах архитектурной модели II Серебряковой (схемы, условные обозначения те же, что на рис. 4).

Вместе с тем в пределах этой модели обнаружено одно исключение, при котором растение имеет моноциклический побег, состоящий из разных метамеров. Так, у высокогорного вида *Codonopsis rosulata* W. W. Sm. метамеры подземной части побега имеют удлиненные междоузлия и катафиллы; в надземной части у первых метамеров междоузлия сближенные и листья с развитой пластинкой, а затем 2—3 метамера имеют удлиненные междоузлия и брактеи. Побег завершается одиночным цветком, реже цветки развиваются еще и из пазух брактей. При этом общий характер ритма и ветвления, свойственный II модели, сохраняется.

Модель III Серебряковой. Характеризуется автором как многолетняя трава с побегами, резко дифференцированными на 2 типа. Первый тип — побеги строго вегетативные, длительно нарастающие моноподиально, но меристема может замирать, отмирать или паренхиматизироваться. Второй тип — побеги строго генеративные, иногда облиственные, а иногда в виде стрелок, всегда пазушные, моноциклические, отмирающие после цветения целиком (никогда не имеющие зоны возобновления). Филлотаксис и ритмика не уточняются, но, как следует из приведенных автором примеров, ритм может быть разный.

К данной модели относятся некоторые виды *Edraianthus* A. DC., виды *Sergia* Fed., виды многих подсекций *Campanula*, *Symphyandra*, *Wahlenbergia* (рис. 6).

В пределах модели выделяются 2 группы, различающиеся типом годичного ритма.

IIIА. Растения не имеют периода покоя, укороченный (розеточный) побег постоянно несет зеленые листья. Листорасположение, как правило, спиральное. Подземные органы в виде системы стержневого корня, иногда усиленной придаточными корнями. В пределах группы подразделение основано на поведении боковых побегов.

1. Боковые побеги чаще возникают на второй год, редко в первый, спе-

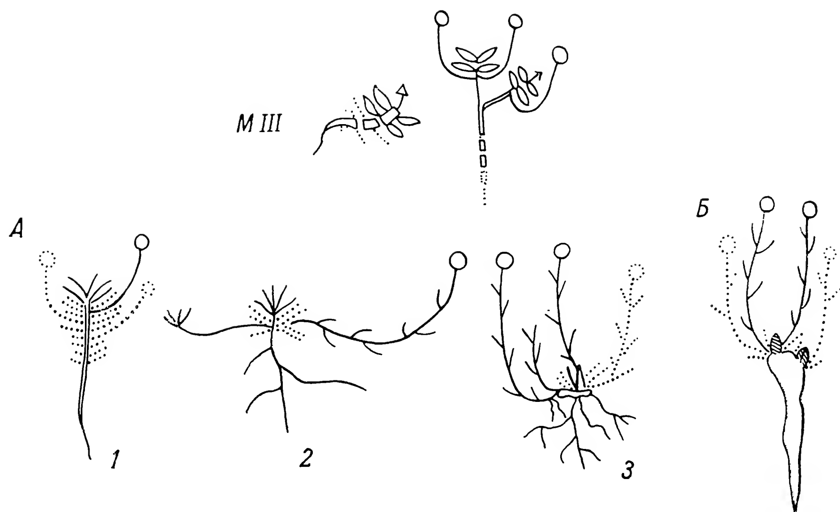


Рис. 6. Основные варианты побегообразования в пределах архитектурной модели III Серебряковой (схемы, объяснения в тексте).

циализированные или полуспециализированные, моноциклические, никогда не имеющие зоны возобновления. Все виды *Campanula*, входящие в подсекцию *Scapiflorae* (Boiss.) Fed.: *C. tridentata* Schreb., *C. biebersteiniana* Roem. et Schult., *C. aucheri* A. DC. и др.

2. Боковые побеги, возникающие в первый или чаще во второй год, полициклические. Сначала развиваются как укороченные, потом — как удлиненные, имеют зону возобновления. Некоторые виды *Campanula* подсекции *Symphyandriformes* (Fom.) Fed., например *C. choziatowskyi* Fom., подсекции *Latilimbus* Fed., например *C. collina* Bieb.

3. Боковые побеги возникают у ювенильных растений в пазухах семядолей и первых листьев. Побеги удлиненные облиственные репродуктивные, слегка полегающие, имеют зону возобновления. Главный побег не принимает существенного участия в построении побеговой системы, а чаще всего погибает у ювенильных растений. Побеги возобновления появляются из пазушных закрытых и открытых почек, расположенных в базальной части репродуктивных побегов. Органического покоя нет. Виды *Campanula* подсекции *Heterophylla* (Nym.) Fed.

IIIБ. Взрослые растения имеют период покоя (виргинильный период может быть исключением). На главном вегетативном побеге зеленых листьев нет, имеются лишь катафиллы. Репродуктивные удлиненные побеги облиственные, моноциклические, пазушные. *Campanula karakuschensis* Grossh.

Таким образом, III модель может быть представлена растениями, не имеющими периода покоя (IIIА), и растениями с ясно выраженным периодом покоя (IIIБ). Боковые побеги специализированные или полуспециализированные, облиственные, полициклические и с ясно выраженной зоной возобновления.

Из сказанного видно, что архитектурные модели у видов сем. *Campanulaceae* разнообразны. Среди древовидных и полудревесных установлены 5 архитектурных моделей, среди травянистых выявлены все 3 модели, предложенные Серебряковой, а также и другие варианты — всего 10 моделей побегообразования. Сопоставление моделей показывает, что между ними есть целый ряд черт как сходства, так и различия. При этом главная линия раздела лежит не между древовидными и травянистыми, как это может на первый взгляд показаться, а в другой плоскости. Так, для всех древовидных моделей и всех травянистых

из числа I и III моделей Серебряковой характерно наличие укороченного побега (розетки листьев). У трав и полудревесных розетка развивается в начале онтогенеза, у древовидных колокольчиковых — в конце первого года. Исследования показали, что даже однолетние травы непременно имеют короткую фазу розетки. Так, виды *Githopsis* Nutt и *Campanula erinus* L. имеют укороченный эпикотиль и 2—3 метамера с укороченными междоузлиями. Многолетние травы сохраняют укороченный побег в течение первого года, т. е. осенью растения всех видов этих моделей имеют розетку листьев. Удлиненный побег взрослых растений (модель I Серебряковой) может быть лишен видимой розетки, как например *Adenophora*, побег которого на подземной части имеет сближенные катафиллы, т. е. видоизмененную розетку. У растений III модели розетку листьев постоянно имеет главный побег. При этом плане строения тоже есть вариант структуры, при котором розетка видоизменяется в закрытую почку с катафиллами; но так или иначе розетка здесь присутствует.

У древовидных моделей есть аналоги среди травянистых. Так, modele Holttum очень близка к модели IA (1), но только она «на ножке». Следовательно, *Muschia wollastonii* по структуре похож на *Campanula mirabilis*. Modele Corner очень близка к модели IIIA (1). Следовательно, *Azorina vidalii* по модели побегообразования аналогичен многим высокогорным *Campanula* (*C. tridentata*, *C. biebersteiniana*), но только «на ножке» и с многолетними боковыми побегами. Таких аналогий можно привести много. Кроме того, одни модели переходят в другие как бы постепенно, меняя лишь часть признаков, что показывает их близость. Предположение о том, что между I и III моделями нет непреодолимых барьеров, подтверждает уже и тот факт, что обе модели и их варианты отмечены у видов одного рода *Campanula*; это и иллюстрируется приведенными примерами.

Наибольшая оригинальность, несходство со всеми другими моделями, обнаруживается у II модели побегообразования. В пределах сем. *Campanulaceae* не установлено ни одного рода, где бы часть видов относилась ко II модели побегообразования, а оставшиеся — к другим. Среди видов *Campanula* отмечено огромное разнообразие моделей, но II модели нет. В пределах рода *Campanula* Ан. А. Федоровым (1957) образовано 24 подсекции, каждая из них состоит из видов, принадлежащих к одной архитектурной модели; исключения немногочисленны и свидетельствуют о гетерогенности подсекций. Другие роды значительно беднее по составу архитектурных моделей, и фактически больше половины родов семейства составлены из видов с одной и той же моделью.

Большое разнообразие архитектурных моделей является, с одной стороны, причиной, а с другой — следствием огромного ареала семейства. P. Raven и D. Axelrod (1974: 567) характеризуют подсемейство *Campanuloideae* (т. е. сем. *Campanulaceae* s. str.) как евроазиатско-африканскую группу.

При картировании родовых ареалов обозначились районы, где представители семейства крайне малочисленны, а с другой стороны, выявились центры родового разнообразия (Шулькина, 1978). Самыми богатыми являются 3 из них: I — Средиземноморский (около 20 родов), II — Восточноазиатский (15 родов), III — Южноафриканский (16 родов). Согласно флористическому районированию, предложенному А. Л. Тахтаджяном (1978), первый очаг включает Макаронезийскую область, Средиземноморскую область и прилегающие к ней части Циркумбореальной и Ирано-Туранской областей; второй — Восточноазиатскую область, прилегающие части Охотско-Камчатской и Западногималайской провинций; третий — Капское царство, Мадагаскарскую область и частично Эритрео-Аравийскую и Замбезийскую подобласти. Бедны колокольчиковыми Северная Америка (2—6 родов), Южная Америка, Австралия (1—2 рода). В пустынях и саваннах Африки колокольчиковых нет, за исключением немногих мест, где отмечены виды *Wahlenbergia*. Отсутствуют представители семейства и в Океании.

Важно отметить, что все 3 очага имеют свой набор родов, общие роды крайне

немногочисленны. Единственным родом, встречающимся во всех очагах, является *Wahlenbergia*, который распространен в основном в Южном полушарии. Его виды отмечены чаще всего в горах и приурочены к лесам, лугам, скалам, а также в пустынях и тропическом дождевом лесу (Thulin, 1975). Типовой род *Campanula* распространен почти во всех районах Голарктики и, следовательно, в двух очагах: Средиземноморском и Восточноазиатском. Подробное исследование морфологических признаков, чисел хромосом и плотности распространения видов в пределах ареала рода позволило предположить, что районы Восточного Средиземноморья являются не только очагами видовой насыщенности, но и центром происхождения рода в целом (Шулькина, 1979). Толерантность рода чрезвычайно высока, спектр жизненных форм близок к таковому у рода *Wahlenbergia*. Род *Legousia* распространен в Европе и Америке. Большинство видов встречается в местах с нарушенным первичным растительным покровом, и ареал рода расширяется. Все виды однолетники. Род *Adenophora* имеет значительный ареал, протянувшийся от Средней Европы до берегов Тихого океана в Японии и Китае, включает Тайвань. Виды рода *Asyneuma* встречаются в Европе и затем после большого перерыва — на Дальнем Востоке и в Восточной Азии. Остальные роды имеют небольшие ареалы, располагающиеся только в одном очаге, что говорит о давнем расхождении последних.

Вместе с тем есть целый ряд обстоятельств, которые позволяют связать все 3 очага воедино. Во-первых, все 3 расположены в Старом Свете, который и можно считать местом происхождения семейства. Во-вторых, общим является также и то, что для большей части этих территорий характерны средиземноморский или близкий к нему тип климата и наличие горного рельефа. Скалы и горы — наиболее частые места обитания колокольчиковых. Так, из 20 родов семейства, насчитывающихся в Средиземноморском очаге, 17 связаны в своем распространении с горными условиями или являются специфически высокогорными. Из 15 родов сем. *Campanulaceae*, встречающихся в Восточной Азии, большинство родов также сконцентрировано в горных районах. Африканские представители семейства в основном приурочены к Столовым горам на юге Африки и горной системе, протянувшейся с юга на север в Восточной Африке. Все эти данные говорят о том, что сем. *Campanulaceae* имеет явное тяготение к горным условиям, где, по-видимому, обитал и предок семейства. Кроме того, приуроченность его представителей к горам и к скальным местам позволяет считать, что именно они были зоной контактов и местом, по которому шло расселение предковых форм семейства.

Мысль о существовании в прошлом горного моста между Средиземноморьем и Южной Африкой впервые, видимо, была высказана Engler (1908—1910), позднее интересно развивалась М. Г. Поповым (1927) и Е. В. Вульфом (1944), а сейчас поддерживается многими ботаниками (Burtt, 1975; Raven, 1975, и др.). Распространение видов рода *Wahlenbergia* (Thulin, 1975) может быть хорошим подтверждением справедливости этой гипотезы. Средиземноморский очаг связан также с Восточноазиатским. Во-первых, несколько родов являются общими (*Campanula*, *Adenophora*, *Asyneuma*). Во-вторых, в горных районах, расположенных между Средиземноморьем и Восточной Азией, имеется целая группа монотипных и олиготипных родов, ареалы которых создают цепочку фрагментов, связывающую оба очага. Таким образом, несмотря на то что уникальность состава родов в каждом из очагов говорит о давнем их расхождении, имеются явные свидетельства их контактов в прошлом.

Анализ распределения жизненных форм по очагам родового разнообразия показал, что многолетние травы встречаются практически везде в пределах ареала, однолетники составляют наибольший процент в Новом Свете, а в Восточной Азии, напротив, крайне малочисленны. Как правило, однолетники встречаются в сухих местах, но отмечены и в других, в частности в тропическом дождевом лесу (Thulin, 1975). Древовидные колокольчиковые в основном сосредо-

точены на островах вокруг Африки, а полудревесные растения встречаются в сухих районах Средиземноморья.

Что касается географического распространения архитектурных моделей, то здесь также вырисовываются свои закономерности. Так, роды, виды которых имеют архитектурную модель II Серебряковой, почти все являются эндемиками Восточной Азии. Лишь немногие из них встречаются за пределами региона. Это, во-первых, *Canarina*, ареал которого охватывает Канарские о-ва и Восточную Африку; во-вторых, *Ostrowskia* — монотипный реликтовый род, отмеченный в двух небольших районах Средней Азии и на севере Афганистана, и, наконец, в-третьих, *Gadellia* — монотипный род Кавказа и Малой Азии (Шулькина, 1979). Близость последнего рода к *Campanula* несомненна, и поэтому удлиненный побег *Gadellia* можно считать вторичным образованием. Остаются 2 исключения — 2 рода, виды которых имеют II модель, но встречаются за пределами Восточной Азии, — *Canarina* и *Ostrowskia*. Климат Восточной Азии схематично можно представить как сочетание двух сезонов: влажного теплого и сухого прохладного. Основным фоном растительности можно считать мезофильные листопадные леса. В этих условиях прекрасно вписываются жизненные формы, у которых в летнее теплое и влажное время развиваются удлиненные репродуктивные побеги, а в сухое прохладное время надземных частей нет. *Canarina* и *Ostrowskia* тоже «убегают» во время неблагоприятного сезона, в данном случае сухого и жаркого, а вегетируют в течение тех немногих месяцев в году, когда выпадают осадки: *Ostrowskia* — ранней весной, *Canarina* — в октябре—декабре. Видимо, именно ритм годичного развития позволил многим представителям семейства сохранить мезофильные черты строения листьев, требовательность к теплу, несовершенную водопроводящую систему.

Обладателям II модели свойственны бороздные или бороздно-поровые пыльцевые зерна (исключение *Gadellia*), в то время как представители остальных моделей, включая и древовидные, имеют поровую пыльцу. У длиннопобеговых растений сохранились такие черты, как лестничная перфорация сосудов (*Platycodon*, *Cyananthus*, *Canarina*), непостоянство числа долей цветка (*Ostrowskia magnifica* Regel), верхняя завязь (*Cyananthus*). Почти всем видам свойствен диплоидный набор хромосом 2n=16, 2n—18. Среди исключений все те же роды *Canarina* и *Ostrowskia*, у которых 2n=34. Большинству видов свойственно супротивное или мутовчатое листорасположение. Интересно отметить, что особенности, характерные для этой модели, ограничили возможности структурных преобразований и, следовательно, возможности расширения экологических ниш, в частности проникновение в районы высокогорья. Моноциклический побег оказывается в этих условиях значительно менее «выгодным», чем многолетняя розетка листьев со специализированными боковыми репродуктивными побегами. Розеточные растения в Восточной Азии — это представители широко распространенных родов, в основном *Campanula*.

В пределах широкого ареала моделей, имеющих розетку, можно видеть некоторую приуроченность отдельных к определенной экологии и географии. Так, например, растения, которым свойственна I модель, в районы севернее границы лесной зоны практически не выходят, а южнее отмечены в степях и горах, но в альпийскую зону не заходят. Растения, не имеющие периода покоя (IA), успешно перезимовывают только в тех районах, где много снега или отсутствуют температуры ниже 0 °C. В частности, в Европе они тяготеют к западным районам. И напротив, виды, имеющие после первого цветения устойчивый период покоя, более многочисленны на востоке материка. Растения с моделью III Серебряковой, у которых главный побег представлен розеткой зеленых листьев, а репродуктивный — специализированный, приурочены почти исключительно к альпийской зоне гор. Растения с облиственным репродуктивным побегом чаще встречаются в среднегорьях Кавказа и Европы. Наиболее широкий ареал у растений с отмирающим главным побегом. Именно виды, имеющие такую ар-

хитектурную модель, образуют северную границу ареала рода *Campanula* в Европе и в значительной степени в Азии, а *Campanula rotundifolia* L. является одним из самых широко распространенных видов рода.

Приведенные соображения позволяют считать, что расхождение признаков, определяющих архитектурную модель системы побегов, произошло в сем. *Campanulaceae* давно и совпало с ранней дифференцией некоторых признаков репродуктивной сферы, поскольку сопровождалось расхождением признаков в строении пыльцевых зерен. Две основные базовые структуры продемонстрировали разные возможности трансформации и образования архитектурных моделей. На основе розеточной структуры возникло большое разнообразие моделей побегообразования и жизненных форм вообще, включая однолетники и древовидные растения. Безрозеточные растения — модель с удлиненными побегами — обладают значительно меньшими возможностями к трансформации. В географическом распространении представителей обеих групп прослеживается явное тяготение к определенным очагам родового разнообразия. Так, модели побегообразования, имеющие в структуре розетку — укороченный побег, тяготеют к Европе и Африке (Средиземноморский и Южноафриканский очаги). Для Восточноазиатского очага, напротив, характерны растения, имеющие удлиненный моноциклический побег, четкий годичный ритм, а розеткообразующие модели принадлежат видам широко распространенных родов.

Наверное, указанные модели не охватывают всего их многообразия, имеющегося в семействе, но представляют его все же достаточно полно, поскольку основаны на изучении онтогенеза видов 28 родов. Новые модели побегообразования могут быть, по-видимому, найдены среди видов *Wahlenbergia* и других африканских родов, облик жизненных форм которых сильно отличается от жизненных форм евроазиатских и американских представителей семейства.

ЛИТЕРАТУРА

Вульф Е. В. Историческая география растений. История флор земного шара. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1944. 545 с. — *Попов М. Г.* Основные черты истории развития флоры Средней Азии. — Бюл. Среднеазиат. гос. ун-та, 1927, № 15, с. 239—292. — *Проханов Я. И.* Возникновение двудольных многолетних трав. — Тр. МОИП, 1965, т. 13, с. 111—123. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 375 с. — *Серебрякова Т. И.* Об основных архитектурных моделях травянистых растений и модусах их преобразований. — Бюл. МОИП, 1977, т. 82, № 5, с. 112—128. — *Серебрякова Т. И.* О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений. — Журн. общ. биологии, 1983, т. 44, № 5, с. 579—593. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Федоров Ан. А.* *Campanulaceae* Juss. В кн.: Флора СССР. Т. 24. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 126—450. — *Шулькина Т. В.* Жизненные формы в сем. *Campanulaceae* Juss. s. str., их географическое распространение и связь с таксономией. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 2, с. 153—169. — *Шулькина Т. В.* Представители семейства *Campanulaceae* в высокогорьях мира. — Пробл. ботаники, 1979, т. 14, вып. 1, с. 81—86. — *Шулькина Т. В.*, *Зыков С. Е.* Анатомическое строение стебля в семействе *Campanulaceae* Juss. s. str. в связи с эволюцией жизненных форм. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 62. — *Burtt B. L.* From the south: an african view of the floras of Western Asia. — In: Plant life of South-West Asia. Edinburgh, 1975, p. 135—154. — *Engler A.* Die Pflanzenwelt Africas. Bd 1, 2. Leipzig, 1908—1910. 1030 S. — *Halle F.*, *Oldeman R. A. A.* Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, 1970. 178 p. — *Meusel H.* Conception to the growth — form analysis of higher plants. Halle-Saale, 1975. 9 p. — *Oldeman R. A. A.* L'architecture de la foret Guyanise. — Mém. ORSTOM, 1974, vol. 73. 204 p. — *Raunkiaer C.* Plant life forms. Oxford, 1937. 104 p. — *Raven P. H.* Summary of the biogeography symposium. — An. Mo. Bot. Gard., 1975, vol. 62, N 2, p. 380—385. — *Raven P. H.*, *Axelrod D.* J. Angiosperm biogeography and past continental movements. — An. Mo. Bot. Gard., 1974, vol. 61, N 3, p. 529—673. — *Sinnott E.*, *Bailey J.* The origin and dispersal of herbaceous Angiosperms. — An. Bot., 1914, vol. 28, p. 547—600. — *Tomlinson P. B.* Chance and design in the construction of plants. — Acta Biotheoretica, 1982, vol. 31A, p. 162—183. — *Thulin M.* The genus *Wahlenbergia* S. lat. (*Campanulaceae*) in tropical Africa and Madagascar. — Symb. Bot. Uppsal., 1975, vol. 21, N 1. 223 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VII 1987.

SUMMARY

Herbaceous and woody plants belonging to 28 genera were investigated. Same dwarf architectural models were found among the woody species: Model Corner, Model Holttum, Model Tomlinson. The models of semi—woody species are complicated and involve the features of Chamberlain's, Kwan—Koriba's and Tomlinson's models. The life-forms of herbaceous *Campanulaceae* are very diverse. The three Serebriakova's architectural models of herbs are present here. Furthermore, investigating the annual rhythm of the plants leafiness and persistence of their main axis and the behavior of lateral shoots reveals the variants within each of them and new models of shooting. The geographical distribution of the architectural models follows some definite regularities.

УДК 581.8 : 537.533.3 : 581.45 : 576.3 (23.0)

Е. А. Мирославов, И. М. Кравкина

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ КЛЕТОК ХЛОРЕНХИМЫ ЛИСТА ГОРНЫХ РАСТЕНИЙ, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА РАЗЛИЧНЫХ ВЫСОТАХ

E. A. MIROSLAVOV, I. M. KRAVKINA. COMPARATIVE ANALYSIS OF CELL ULTRASTRUCTURE IN LEAF CHLORENCHYMA OF MOUNTAIN PLANTS GROWING IN DIFFERENT ALTITUDES

Проведено сравнительное изучение клеток мезофилла растений Заилийского Алатау, произрастающих в субнивальном (*Oxytropis lapponica*, *O. chionobia*, *Poa alpina*, *Geranium collinum*) и лесном (*Oxytropis lapponica*, *Poa alpina*, *P. pratensis*, *Geranium collinum*) поясах. Показано, что клетки мезофилла растений субнивального пояса существенно отличаются по целому ряду признаков от клеток тех же или близкородственных видов, взятых в лесном поясе. У растений субнивального пояса клетки менее вакуолизированы, имеют более развитые гранулярный эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, содержат больше хлоропластов и митохондрий. Особенно резкие различия обнаруживаются в численности митохондрий. В результате у субнивальных растений на один хлоропласт насчитывается больше митохондрий, чем у растений лесного пояса. Увеличение численности органелл в клетке рассматривается как один из путей адаптации растений к суровому климату высокогорий.

Изучению анатомии горных растений посвящена довольно большая литература (Баранов, 1925; Дорошенко, 1925; Иванская, 1975; Горышина и др., 1985, и др.). Данные по субмикроскопическому строению их клеток практически отсутствуют. Насколько нам известно, имеется лишь одна работа, касающаяся изучения ультраструктуры клеток проводящего пучка листа альпийского растения *Ranunculus glacialis* (Lütz, Moser, 1977). Вместе с тем сведения о тонком строении клеток высокогорных растений могут быть весьма полезны при выявлении путей адаптации растений к суровым условиям высокогорий.

Нами была предпринята попытка выявить особенности ультраструктуры клеток хлоренхимы листа ряда представителей высокогорных растений.

Материал и методика исследования

Материал собирали в горах Заилийского Алатау в первой половине августа 1984 г. и во второй половине июля 1985 г. В качестве объектов исследования в субнивальном поясе в районе ледника Туюксу были взяты *Oxytropis lapponica*, *O. chionobia*, *Poa alpina* на высоте 3450 и *Geranium collinum* — 3250 м над ур. м. В лесном поясе — *O. lapponica* на высоте 2600, *G. collinum* — 1450, *P. alpina* — 2600 и *P. pratensis* — 2500 м над ур. м. Для изучения брали листья средней формации в период цветения растений. Фиксировали участки, вырезанные из средней трети листовой пластинки. Фиксацию проводили на холоде глутаровым альдегидом и четырехокисью осмия по общепринятой методике. Материал заливали в аралдит. У двудольных растений исследовали клетки субэпидермаль-

ного слоя палисадной паренхимы. У мятлика брали клетки двух расположенных под верхней эпидермой слоев хлоренхимы.

Морфометрическую обработку проводили на фотографиях 20—25 продольных срезов средней части клеток следующим образом. С помощью палетки определяли площадь фотографии среза клетки. Затем подсчитывали число органелл на срезе каждой клетки и вычисляли число хлоропластов и митохондрий на единицу площади среза клетки. Парциальный объем структурных элементов хлоропластов определяли по методике, описанной А. М. Силаевой и А. В. Силаевым (1979).

Результаты исследования

Oxytropis lapponica (2600 м над ур. м.). Хлоропласты *O. lapponica*, произрастающего на этой высоте, имеют правильную форму (табл. I, *а*), инвагинации и выросты у них практически отсутствуют. Тилакоидная система развита хорошо, граны занимают приблизительно 1/3 от общего объема хлоропласта (табл. 1). Число тилакоидов в гранах варьирует в широких пределах. Большинство гран состоит из небольшого (2—5) числа тилакоидов (табл. 2). Выявляются и крупные граны, состоящие из 11—20 и даже большего числа тилакоидов, но они немногочисленны (табл. 2). В строме хлоропластов обнаруживаются довольно большие крахмальные зерна, занимающие около 10 % от их объема. Пластоглобулы часто располагаются группами. Митохондрии имеют хорошо развитую систему пластинчатых крист, погруженных в довольно светлый матрикс (табл. I, *б*). Обычно они распределяются по одной, две и лишь изредка группируются по три митохондрии. Эндоплазматический ретикулум гранулярного типа, развит слабо. На срезах выявляются лишь единичные, редко встречающиеся профили его цистерн. Диктиосомы немногочисленны, обнаруживают низкую активность. Рибосомы как свободные, так и собранные в поли-

ТАБЛИЦА 1

Парциальные объемы структурных элементов хлоропластов (в %)

Вид	Высота, м над ур. м.	Граны	Межгранные тилакоиды	Строма	Пластоглобулы	Крахмальные зерна	Периферический ретикулум
Oxytropis lapponica	2600	29.78	6.88	50.9	4.24	8.20	—
	3450	33.53	5.00	51.17	4.20	6.10	—
O. chionobia	3450	30.38	5.62	60.58	1.12	2.30	—
Geranium collinum	1400	53.77	17.83	22.47	2.37	3.56	—
	3250	38.47	20.73	23.90	9.47	6.67	0.87

ТАБЛИЦА 2

Распределение гран по числу тилакоидов (в % от общего числа гран на срезе хлоропласта)

Вид	Высота, м над ур. м.	Число тилакоидов в гранах				
		2—3	4—5	6—10	11—20	21 и более
Oxytropis lapponica	2600	51.94	38.14	7.20	2.01	0.71
	3450	54.09	32.38	13.53	—	—
O. chionobia	3450	65.26	27.51	6.63	0.60	—
Geranium collinum	1450	20.32	13.69	29.88	27.39	8.72
	3250	24.38	22.46	38.52	13.48	1.16

сомы. Пристенный слой цитоплазмы очень тонкий. Основной объем клетки занимает крупная электронно-прозрачная вакуоль.

Oxytropis lapponica (3450 м над ур. м.). По размерам и степени развития тилакоидной системы хлоропласты остролодочника лапландского, взятого на высоте 3450 м, практически не отличаются от хлоропластов этого же вида, произрастающего на высоте 2600 м (табл. 1). Однако в строении их тилакоидной системы выявляются значительные различия. У экотипа, собранного на большей высоте, граны мельче (табл. I, *а*). Даже самые крупные граны имеют у него не более 10 тилакоидов, тогда как у особей лесного пояса выявляются граны с 11—20 и даже большим числом тилакоидов (табл. 2). Различия обнаруживаются и в численности пластид. У растений субнивальной зоны хлоропласты в клетках мезофилла располагаются компактнее и на единицу площади среза клетки их насчитывается больше (табл. 3). Митохондрии немного крупнее, чем у вышеописанного экотипа (табл. 3). Иногда они располагаются группами по 5—7 органелл (табл. I, *г*), тогда как у *O. lapponica*, произрастающего на высоте 2600 м скопления не превышают 4 митохондрий. Соответственно у первого экотипа и число митохондрий на единицу площади среза клетки значительно выше (табл. 3). Здесь следует также обратить внимание на очень важное, на наш взгляд, обстоятельство: численность митохондрий с увеличением высоты возрастает больше, чем численность хлоропластов. Соответственно у растений, произрастающих на больших высотах, в расчете на 1 хлоропласт насчитывается больше митохондрий (табл. 3). Эндоплазматический ретикулум у описываемого вида развит сильнее. Профили срезов его цистерн иногда образуют скопления (табл. I, *д*). У экотипа, растущего ниже, встречаются лишь отдельные цистерны эндоплазматического ретикулума. У *O. lapponica*, собранного в субнивальном поясе, сильнее развит и гранулярный эндоплазматический ретикулум, цистерны которого могут образовывать скопления (табл. I, *д*). Аппарат Гольджи остролодочника субнивального пояса обнаруживает относительно высокую активность. Пристенный слой цитоплазмы развит сильнее, чем у растений лесного пояса; клетки менее вакуолизированы.

Oxytropis chionobia (3450 м над ур. м.). Клетки *O. chionobia*, произрастающего на этой высоте, в основном сходны по структуре с клетками *O. lapponica*, взятого на этой же высоте (табл. 3; табл. I, *е*).

Geranium collinum (1450 м над ур. м.). У *G. collinum*, взятой на высоте 1450 м, хлоропласты крупные (табл. 3). Тилакоидная система развита хорошо, граны занимают более половины общего объема пластиды (табл. 1). Много довольно крупных гран, состоящих из 6—10 и большего числа тилакоидов, самые боль-

ТАБЛИЦА 3

Число хлоропластов и митохондрий на 100 мкм^2 среза клетки и их размеры у растений, произрастающих на различных высотах

Вид	Высота, м над ур. м.	Хлоропластов, шт (а)	Митохондрий, шт (б)	б/а	Хлоропласты		Митохондрии	
					Ось, мкм			
					длинная	короткая	длинная	короткая
Oxytropis lapponica	2600	4.22±0.23	2.27±0.14	0.54	5.29±0.07	1.36±0.02	0.79±0.02	0.43±0.01
	3450	5.58±0.18	4.53±0.19	0.84	5.50±0.10	1.36±0.03	0.87±0.05	0.49±0.02
O. chionobia	3450	6.32±0.21	6.12±0.23	0.97	5.16±0.06	1.50±0.02	0.78±0.02	0.41±0.01
Geranium collinum	1400	3.30±0.14	2.51±0.06	0.76	6.95±0.10	1.69±0.03	0.87±0.03	0.47±0.01
	3250	3.83±0.06	5.78±0.03	1.49	5.89±0.08	1.36±0.03	0.92±0.02	0.53±0.01
Poa pratensis	2500	2.84±0.13	2.27±0.09	0.78	5.90±0.14	2.17±0.04	0.96±0.03	0.60±0.02
P. alpina	2600	3.00±0.24	3.00±0.17	1.00	5.04±0.09	2.04±0.05	1.00±0.06	0.48±0.02
	3450	4.00±0.12	5.90±0.28	1.47	5.56±0.13	2.13±0.04	1.02±0.02	0.65±0.01

шие из них имеют по 30—35 тилакоидов. В строме пластид выявляются крахмальные зерна и пластоглобулы (табл. II, *а*). Периферический ретикулум отсутствует. Митохондрии несколько вытянутые с хорошо развитой системой крист (табл. II, *а*). Число митохондрий, выявляющихся на срезе клетки, меньше числа хлоропластов (табл. 3). На 1 хлоропласт насчитывается примерно 0.8 митохондрий. Эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи развиты слабо. Клетки сильно вакуолизированы.

Geranium collinum (3250 м над ур. м.). У *G. collinum*, взятом на высоте 3250 м, хлоропласты несколько мельче (табл. 3). Их тилакоидная система развита слабее (табл. 1; табл. II, *б*). Число крупных гран на срезе пластиды невелико (табл. 2). Пластоглобулы имеют гораздо больший парциальный объем (табл. 1). Обнаруживается довольно хорошо развитый периферический ретикулум (табл. 1); у одних пластид его почти нет, у других он развит достаточно сильно. Численность хлоропластов несколько выше, чем у герани, собранной в лесном поясе (табл. 3). Митохондрии немного крупнее (табл. 3), нередко они образуют скопления из 8—10 органелл. Как правило, в таких скоплениях обнаруживается 1—2, а иногда и 3 пероксисомы (табл. II, *в*). Численность митохондрий у субнивальных растений значительно выше (табл. 3). В 2 раза больше у них и число митохондрий в расчете на 1 хлоропласт. Эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи развиты сильнее. Клетки более насыщены цитоплазмой и менее вакуолизированы.

Poa alpina (3450 м над ур. м.). Клетки мезофилла *P. alpina*, произрастающего около ледника на высоте 3450 м, отличаются от клеток *P. alpina* лесной зоны (2600 м) по таким же признакам, как и клетки вышеописанных видов, взятых на разных высотах. Первые содержат больше хлоропластов и митохондрий (табл. 3), имеют более развитый гранулярный эндоплазматический ретикулум, менее вакуолизированы.

Poa alpina (2600 м над ур. м.). Клетки мезофилла *P. alpina*, собранного на высоте 2600 м, сходны по своему строению с клетками мезофилла *P. pratensis*, взятого примерно на той же высоте (2500 м). Почти нет разницы и в численности хлоропластов. Однако по числу митохондрий различия между ними значительные (табл. 3). У *P. alpina*, который, безусловно, лучше адаптирован к суровому горному климату, митохондрий больше.

Обсуждение результатов

Анализ полученных данных позволяет сделать заключение о весьма существенных различиях в ультраструктуре клеток хлоренхимы листа у представителей одних и тех же или близкородственных видов, произрастающих на разных высотах. Клетки растений, взятых в субнивальном поясе, менее вакуолизированы, богаче цитоплазмой, содержат больше хлоропластов, митохондрий и имеют более развитые эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи по сравнению с клетками растений, собранных ниже. По всей вероятности, отмеченные признаки являются адаптивными и прежде всего к холоду, поскольку в условиях высокогорий пониженная температура — один из основных лимитирующих факторов среды. Высказанное предположение подтверждается некоторыми экспериментальными данными. Обнаружено, в частности, что при закаливании растений холодом в клетках мезофилла значительно увеличиваются объем цитоплазмы и число органелл (Силаева, 1978; Балагурова и др., 1980).

Увеличение численности органелл наблюдается и при выращивании пшеницы в условиях пониженных температур (Мирославов и др., 1984). Показательны в этом отношении и сведения о возрастании численности органелл в клетках коры и мезофилла (у вечнозеленых растений) с наступлением осени, когда происходит их адаптация к зиме (Васильев, 1971; Красавцев, Туткевич, 1971). Переходя к обсуждению адаптивного значения обнаруженных признаков, сле-

дует вначале остановиться на некоторых особенностях физиологии высокогорных растений и прежде всего на их дыхании. Так, по данным A. Pisek и E. Winkler (1958), интенсивность дыхания *Picea excelsa*, произрастающего в Альпах на высоте 1810, больше, чем таковая на высоте 600 м над ур. м. Возрастание интенсивности дыхания с увеличением высоты было показано и на целом ряде растений Кавказа (Семихатова, Горбачева, 1962). Показательно также, что у растений, перенесенных с большей высоты на меньшую, интенсивность дыхания снижается. Имеются сведения и о более высокой дыхательной способности высокогорных растений Кавказа по сравнению с равнинными (Чантладзе, 1984). По данным О. А. Семихатовой (1962, 1965), растения Памира, произрастающие на большей высоте, обладают более высокой дыхательной способностью по сравнению с близкородственными растениями, обитающими ниже. Такие же результаты были получены и другими исследователями (см.: Тодариа, 1987). Возникает вопрос, за счет чего высокогорные растения могут поддерживать высокую интенсивность дыхания? Согласно концепции В. Я. Александрова (1985), одним из путей адаптации организмов к температуре среды является изменение содержания ферментов в клетке. При пониженных температурах содержание ферментов в клетке увеличивается. Это позволяет организму поддерживать достаточно высокую интенсивность той или иной функции, несмотря на то что под влиянием холода происходит уменьшение скорости биохимических реакций, а следовательно, и снижение интенсивности различных физиологических процессов. Ферменты, осуществляющие функцию дыхания (ферменты цикла Кребса), сосредоточены в митохондриях. У родственных растений, взятых нами для исследования, не обнаружено существенных различий в размерах и строении митохондрий. Это дает основание предположить, что содержание ферментов у них будет более или менее близким.

Как показывают наши исследования, численность митохондрий в клетках растений, произрастающих на большей высоте, выше. Так, у *O. lapponica*, взятого на высоте 3450 м над ур. м., число митохондрий на единицу площади среза клетки примерно в 2 раза больше, чем у этого же вида, произрастающего ниже (2600 м). Значительно больше митохондрий у *P. alpina*, произрастающего в субнивальном поясе, по сравнению с этим же видом, взятым ниже. Если сравнивать *P. alpina* и *P. pratensis*, взятых примерно на одной высоте, то у *P. alpina*, хорошо адаптированного к горному климату, численность митохондрий больше, чем у *P. pratensis*, который менее приспособлен к этим условиям. Выше численность митохондрий и у *G. collinum*, произрастающего на большей высоте.

Поскольку в клетках высокогорных растений численность митохондрий больше, то и содержание ферментов цикла Кребса у них, видимо, будет выше.

Таким образом, увеличение численности митохондрий в клетках растений субнивальной зоны, вероятно, можно рассматривать как один из путей адаптации функции дыхания к суровому климату высокогорий.

По данным физиологов, с увеличением высоты возрастает и максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза (см.: Филиппова, 1959; Глаголева, Филиппова, 1965; Riebesell, 1981). Лишь на очень больших высотах ассимиляция снижается (Глаголева, Филиппова, 1965). Согласно Г. Ш. Нахуцришвили и З. Г. Гамцемлидзе (1984), высокие величины фотосинтеза в промежутках между неблагоприятными погодными условиями являются одним из основных приспособительных механизмов высокогорных растений.

Как показали электронно-микроскопические исследования, с увеличением высоты возрастает и численность хлоропластов в клетках. Все это дает некоторые основания полагать, что адаптация фотосинтетической функции, как и функции дыхания, может осуществляться за счет увеличения численности хлоропластов в клетке. По линии количественной стратегии, вероятно, осуществляется и адаптация функций, выполняемых эндоплазматическим ретикулу-

мом, пероксисомами, так как степень развития этих органелл у высокогорных растений выше.

Следует остановиться еще на одной, на наш взгляд, очень важной особенности субмикроскопического строения клеток мезофилла субнивальных растений. С увеличением высоты численность митохондрий возрастает значительно больше, чем хлоропластов. Поэтому у растений, находящихся на больших высотах, в расчете на 1 хлоропласт насчитывается больше митохондрий, чем у растений, растущих ниже. Этот факт указывает на то, что с увеличением высоты величина отношения интенсивности дыхания к интенсивности фотосинтеза у высокогорных растений, по-видимому, должна быть выше. Изменения в соотношении численности органелл можно объяснить следующим образом. Как известно, в условиях высокогорий во время вегетационного периода температура часто опускается ниже нуля, растения промерзают и ряд их функций нарушается. Благодаря тому что высокогорные растения обладают высокой репарационной способностью (Семихатова, 1965; Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984), нарушенные после заморозка функции быстро восстанавливаются. Согласно О. А. Семихатовой (1962), на репарацию повреждений расходуется значительное количество энергии. Этим обстоятельством, по мнению автора, и обусловливается высокое дыхание высокогорных растений. По всей вероятности, для выработки дополнительной энергии, расходуемой на репарацию повреждений, клетка должна иметь и более развитый хондриом.

Таким образом, видимо, можно говорить по крайней мере о двух причинах, обусловливающих увеличение численности митохондрий в клетках высокогорных растений: 1) более развитый хондриом необходим для того, чтобы поддерживать достаточно высокую интенсивность дыхания; 2) он способен вырабатывать дополнительную энергию, расходуемую на репарацию повреждений.

Рассматривая ультраструктуру клеток мезофилла горных растений, следует остановиться и на данных по субмикроскопическому строению клеток листа растений Крайнего Севера. Как показали проведенные ранее исследования (Мирославов, Буболо, 1980; Буболо, 1984), у растений, произрастающих на п-ове Таймыр и о. Врангеля, клетки более насыщены органеллами и особенно митохондриями по сравнению с клетками тех же или близкородственных видов, взятых в Ленинградской обл.

Таким образом, клетки высокогорных растений, как и растений Крайнего Севера, имеют повышенную численность органелл и особенно митохондрий. Это, вероятно, позволяет им поддерживать метаболизм на достаточно высоком уровне в условиях пониженных температур.

Сильно развитый хондриом, по-видимому, можно также рассматривать как одну из наиболее существенных черт строения клеток высокогорных растений, обусловливающих их довольно легкую миграцию в Арктику.

Авторы благодарят чл.-кор. АН КазССР, профессора И. О. Байтулина за содействие, оказанное при сборе материала.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. Реактивность клеток и белки. Л.: Наука, 1985. 317 с. — *Балагурова Н. И.*, *Дроздов С. Н.*, *Тихова М. А.*, *Сулимова Г. М.* Влияние низких положительных и отрицательных температур на ультраструктуру клеток листьев картофеля. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 8, с. 1156—1161. — *Баранов П. А.* Материалы к анатомии горных растений. — Бюл. Среднеазиат. гос. ун-та, 1925, № 8, с. 1—39. — *Буболо Л. С.* Сравнительный анализ ультраструктуры клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флор о. Врангеля и Ленинградской области. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 11, с. 1482—1491. — *Васильев А. Е.* Ультраструктура зимующей хлоренхимы хвойных. — Тез. Всесоюз. совещ. по вопросам адаптации растений к экстремальным условиям среды в северных районах СССР. Петрозаводск, 1971. 157 с. — *Глаголева Т. А.*, *Филиппова Л. А.* Особенности фотосинтеза растений в условиях высокогорий Памира. — Пробл. ботаники, 1965, т. 7, с. 120—132. — *Горышина Т. К.*, *Нахуцришвили Г. Ш.*, *Хецуриани Л. Д.* О некоторых анатомо-физиологических

особенностях фотосинтетического аппарата высокогорных растений Центрального Кавказа. — Экология, 1985, № 5, с. 7—14. — *Дорошенко А. В.* Влияние горного климата на растения. — Тр. по прикладной бот., ген. и сел., 1925, т. 15, с. 116—183. — *Иванская Э. Н.* К анатомической характеристике некоторых высокогорных растений Центрального Кавказа. — Бюл. МОИП, нов. сер. Отд. биол., 1975, т. 80, вып. 6, с. 73—81. — *Красавцев О. А., Туткевич Г. И.* Ультраструктура клеток коровой паренхимы древесных растений в связи с их морозостойкостью. — Физиология растений, 1971, т. 18, № 3, с. 518—544. — *Мирославов Е. А., Буболо Л. С.* Ультраструктура клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флоры Крайнего Севера. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 1, с. 1523—1530. — *Мирославов Е. А., Кислюк И. М., Шухтина Т. Т.* Ультраструктура клеток, дыхание и фотосинтез листьев озимой пшеницы, выращенной в контролируемых условиях при разной температуре. — Цитология, 1984, т. 26, № 6, с. 672—674. — *Нахуцришвили Г. Ш., Гамцемлидзе З. Г.* Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий на примере Центрального Кавказа. Л.: Наука, 1984. 123 с. — *Семихатова О. А.* О причине большой интенсивности дыхания высокогорных растений Памира. — Бот. журн., 1962, т. 47, № 5, с. 636—644. — *Семихатова О. А.* О дыхании высокогорных растений. — Пробл. ботаники, 1965, т. 7, с. 142—158. — *Семихатова О. А., Горбачева Г. И.* Исследование дыхания высокогорных растений Западного Кавказа. — Тр. Тебердинского гос. заповед., 1962, вып. 3. 281 с. — *Силаева А. М.* Структура хлоропластов и факторы среды. Киев: Наук. думка, 1978. 202 с. — *Силаева А. М., Силаев А. В.* Методы анализа электронно-микроскопических изображений хлоропластов. — Физиология и биохимия культ. растений. 1979, т. 11, № 6, с. 547—562. — *Тодария Н. П.* Дыхание горных растений. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 6, с. 731—738. — *Филиппова Л. А.* Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира. — Тр. БИН АН СССР, 1959, сер. 4, вып. 13, с. 64—90. — *Чантладзе Н. И.* Дыхательная способность некоторых растений Центрального Кавказа. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 10, с. 1352—1354. — *Lütz C., Moser W.* Beiträge zur Cytologie hochalpiner Pflanzen. I. Untersuchungen zur Ultrastruktur von *Ranunculus glacialis* L. — Flora, 1977, Bd 166, N 1, S. 21—34. — *Pisek A., Winkler E.* Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der Alpine Waldgrenze. — Planta, 1958, Bd 51, Hf 4, S. 518—544. — *Riebesell J. F. Ledum groenlandicum.* Photosynthetic adaptations in bog and Alpine populations of *Ledum groenlandicum.* — Ecology, 1981, vol. 62, N 3, p. 579—586.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 26 II 1987.

SUMMARY

Comparative analysis of mesophyll cells of Zailiysky Alatau plants growing in subnival (*Oxytropis lapponica*, *O. chionobia*, *Poa alpina*, *Geranium collinum*) and forest (*Oxytropis lapponica*, *Poa alpina*, *P. pratensis*, *Geranium collinum*) belts has been carried out. Mesophyll cells of subnival belt plants differ profoundly from cells of the same or closely-related species taken from the forest belt. In the subnival plants the cells contain more abundant granular endoplasmic reticulum and Golgi apparatus and the number of the chloroplasts and especially mitochondria is larger. As a result, the ratio between mitochondria and chloroplasts is higher in subnival than in forest belt plants. The increase in the organelle frequency is regarded as one of the adaptations of plants to the severe highland climate.

УДК 581.84

Л. Е. Муравник

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗОК *PINGUICULA VULGARIS* (*LENTIBULARIACEAE*) В СВЯЗИ С ИХ ФУНКЦИЕЙ

L. E. MURAVNIK. DIGESTIVE GLAND ULTRASTRUCTURE OF *PINGUICULA VULGARIS* (*LENTIBULARIACEAE*) IN CONNECTION WITH THEIR FUNCTION

После стимуляции белоксодержащим субстратом в течение всего периода переваривания и поглощения растворимых продуктов секреторные клетки пищеварительных железок сохраняют ультраструктурные признаки высокой активности. На основании цитологических данных предлагается следующая модель функционирования железок. Синтез и секреция гидролитических ферментов осуществляются в железках задолго до контакта с несекомым. Стимулирование этих железок белком вызывает обильное выделение ими пищеварительной жидкости на поверхность листа. Находящиеся в жидкости ферменты попадают в нее непосредственно из слизистого слоя секреторных клеток, а также выводятся из вакуолей в результате экзоцитоза их содержимого. Основная роль в восприятии раздражения и транспорте воды принадлежит плазмалемме секреторных клеток пищеварительных железок. Через нее же из апопласта в цитоплазму происходит и поглощение продуктов, образующихся в результате гидролиза. Абсорбция растворимых продуктов осуществляется одновременно с секрецией ферментов и воды. Энергия для транспорта веществ в противоположных направлениях может обеспечиваться высокоактивным хондриомом секреторных клеток. Как и у нестимулированных железок, в железках подкормленных листьев в период секреторно-абсорбционного цикла начинают проявляться деструктивные процессы, усиливающиеся через несколько дней после стимуляции. Наблюдаемые изменения можно сопоставить с теми, которые характерны для стареющих клеток. Сделан вывод о том, что пищеварительные железки участвуют в переваривании добычи только однократно.

В пищеварительных железках листьев насекомоядного растения *Pinguicula vulgaris* гидролитические ферменты синтезируются в период развития железок. Подавляющее количество гидролаз откладывается в так называемом слизистом слое и в вакуолях секреторных клеток (Y. Heslop-Harrison, J. Heslop-Harrison, 1981; Муравник, 1983; Васильев, Муравник, 1986) и хранится там вплоть до попадания насекомого на поверхность листа. При этом головки нестимулированных пищеварительных железок оказываются практически сухими.

Пойманное насекомое подвергается воздействию большого количества переваривающей жидкости, которая секретируется пищеварительными железками, а затем выводится наружу. Уже через 1 ч после начала стимуляции образующиеся продукты гидролиза поступают в обратном направлении, причем местами их вхождения в лист становятся те же пищеварительные железки (Heslop-Harrison, Knox, 1971).

Принято считать, что любая пищеварительная железка листьев *Pinguicula* может осуществлять секреторно-абсорбционный цикл только однократно (Casper, 1966; Heslop-Harrison, 1975), но конкретные данные об этом в литературе отсутствуют. В одной из своих последних работ по *Pinguicula* Y. Heslop-Harrison и J. Heslop-Harrison (1981) указывают, что на заключительном этапе развития пищеварительных железок происходит почти полное разрушение цито-

плазмы секреторных клеток, включая распад плазмалеммы и других мембран. Этот процесс, по выражению авторов, превращает клетки в «мешки, наполненные ферментами». Изучение пищеварительных железок *P. vulgaris*, подвергшихся стимуляции, выполненное нами, привело к заключениям, не согласующимся с выводами этих исследователей.

Материал и методика

Материал для исследования собирали в Ленинградской обл. Выделение пищеварительной жидкости индуцировали подкормкой листьев яичным альбумином. Залитые секретом кусочки листовых пластинок фиксировали через 0.5, 4 и 14 ч, 2 и 5 сут после стимуляции. В качестве контрольных использовали нестимулированные листья того же возраста. Фиксацию осуществляли глутаральдегидом-осмием, материал заливали в смесь эпона с аралдитом. Ультратонкие срезы анализировали в электронных микроскопах JEM-7A и Hitachi-600.

Результаты

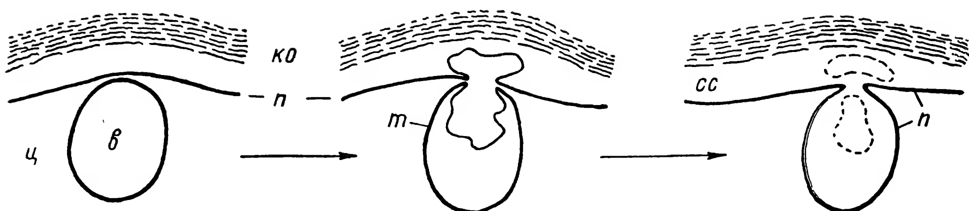
Уже через 0.5 ч после искусственной стимуляции яичным альбумином обнаруживается едва заметное увлажнение головок тех железок, которые соприкасались с белком.

В секреторных клетках железок наблюдается некоторое снижение концентрации гранулярно-фибриллярных включений в слизистом слое, что сопровождается заполнением всех кутикулярных разрывов осмиофильным осадком и отложением его на поверхности головок. Вакуоли, по-видимому, смещаются к плазмалемме, создавая тем самым предпосылки для возобновления экзоцитоза своего содержимого таким же путем, как это происходило в процессе созревания железок (Васильев, Муравник, 1986). В результате экзоцитоза находящиеся внутри клетки гидролазы выводятся в периплазматическое пространство. В узкой зоне контакта обе контактирующие мембраны теряют контрастность, становятся извилистыми и в конце концов разрушаются, на всем остальном протяжении тонопласт и плазмалемма остаются интактными (см. рисунок). Соседствующие между собой участки мембран, не подвергавшиеся распаду, состыковываются друг с другом, и тонопласт, таким образом, начинает выполнять функцию плазмалеммы. В периплазме обнаруживаются нелизированные остатки в виде мембранных фрагментов неправильной формы. Вследствие экзоцитоза вакуоли, бывшие прежде изолированными структурами, становятся районами слизистого слоя. Поскольку анастомоз между периплазматическим пространством и содержимым вакуолей обычно ограничен по протяженности, на срезах трудно бывает отличить изолированные вакуоли от слившихся с периплазмой.

Гранулярный эндоплазматический ретикулум чаще, чем до стимуляции, образует скопления цистерн в виде эргастоплазмы, иногда они располагаются по соседству с плазмалеммой. Активность аппарата Гольджи остается низкой. Митохондрии сохраняют конденсированную конфигурацию, часть из них непосредственно примыкает в плазмалемме.

Через 4 ч, когда заметно увеличивается количество пищеварительной жидкости, выделенной стимулированными железками, появление секреторной капли на листовой поверхности можно наблюдать невооруженным глазом. Частота распределения свободных рибосом в гиалоплазме практически не меняется (около 300 в 1 мкм^2), сама гиалоплазма оказывается менее плотной.

В результате экзоцитоза содержимого некоторых вакуолей в слизистый слой становится явным уменьшение доли вакуома. Из слизистого слоя в свою очередь исчезает основное количество гранулярно-фибриллярных включений. Именно по отсутствию таких включений можно отличить вакуоли, слившиеся с пери-



Этапы экзоцитоза вакуолярного содержимого в слизистый слой секреторных клеток после стимуляции пищеварительных железок (схема).

в — вакуоль, *ко* — клеточная оболочка, *п* — плазмалемма, *сс* — слизистый слой, *т* — тонопласт, *ц* — цитоплазма.

плазмой, от изолированных вакуолей, которые сохраняют рыхлую сеть фибрилл (табл. I, *1*).

Изменяется локализация участков эргастоплазмы, располагающихся теперь, как правило, рядом с плазмалеммой. В некоторых случаях ретикулярная мембрана, смежная с плазматической, теряет рибосомы, однако картины четкого мембранного контакта между ними удается обнаружить очень редко. Одиночные или сдвоенные профили гранулярного ретикулума имеются даже в узких тяжах цитоплазмы. Видна непрерывность гранулярных цистерн с агранулярными трубочками и вакуолеподобными их расширениями. Ретикулярные элементы встречаются в соседстве с митохондриями, изредка контактируя с их оболочкой. Активность аппарата Гольджи несколько возрастает, что в основном выражается в увеличении числа окаймленных пузырьков. Эти пузырьки обнаруживаются не только рядом с диктиосомами (табл. I, *2*), но и на удалении от них. Митохондрии сохраняют активный облик (табл. II, *1*) и прежнюю локализацию.

В барьерной клетке к этому времени появляется значительное по величине относительно электронно-плотное периплазматическое пространство на участке, образованном соединением верхней периклинальной стенки с латеральной (табл. II, *3*). Поскольку в районе «пояска Каспари» плазмалемма плотно примыкает к клеточной оболочке, образование периплазмы оказывается возможным лишь в верхнем отделе антиклинальной стенки. Узкое периплазматическое пространство обнаруживается и у верхней периклинальной стенки. В лейкопластах барьерной клетки прежде мелкие тонкоструктурированные осмиофильные включения увеличиваются в размерах. Небольшие одиночные цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума обнаруживаются рядом с митохондриями. В гиалоплазме чаще встречаются липидные капли. В базальной клетке каких-либо существенных изменений ультраструктуры не наблюдается.

Через 14 ч край листа, на котором находится кусочек яичного белка, довольно сильно заворачивается в сторону средней жилки. Количество выделенной пищеварительной жидкости продолжает оставаться обильным.

В секреторных клетках частыми становятся цитосегресомы и мультивезикулярные тельца. Скопления пузырьков, напоминающие последние по внешнему виду, нередко присутствуют и в периплазматическом пространстве. В гиалоплазме и в вакуолях отмечаются миелиноподобные образования (табл. I, *3*), по нескольку на срез клетки. Все эти структуры иногда наблюдаются и в секреторных клетках железок контрольных листьев. За счет углубляющегося литического процесса вновь увеличивается объем вакуома, а доля цитоплазмы падает. В содержимом вакуолей нередко выявляются различной формы мембранные фрагменты, представляющие собой непереваренные остатки органелл. Гранулярный эндоплазматический ретикулум по-прежнему довольно обилен, сохраняются участки эргастоплазмы. Из барьерной клетки исчезает периплазматическое пространство.

Через 2 сут листовая пластинка снова оказывается полностью развернутой.

Поверхность головок стимулированных пищеварительных железок становится такой же сухой, как и до стимуляции.

Мы не получили каких-либо доказательств продолжения экзоцитоза вакуолярных включений в слизистый слой секреторных клеток на этой стадии секреторно-абсорбционного цикла. Содержимое слизистого слоя выглядит преимущественно прозрачным, слизь выявляется лишь рядом с первичной оболочкой. Плазмалемма сохраняет неправильные очертания. Интенсивность локального автолиза цитоплазмы нарастает, а частота встречаемости почти всех органелл, за исключением митохондрий, уменьшается. Секреторные клетки, менее насыщенные органеллами, отмечаются и у пищеварительных железок нестимулированных листьев такого же возраста. В митохондриях несколько снижается степень развития крист, матрикс слегка просветляется. В ретикулярных футлярах, окружающих лейкопласты, появляются многочисленные «окна». Активность аппарата Гольджи вновь становится низкой.

В лейкопластах барьерной клетки увеличиваются в размере тонкоструктурированные включения округлой формы, они отделяются от пластидной стромы одинарной мембраной и занимают теперь основной объем пластиды (табл. II, *4*). В каждом лейкопласте обнаруживаются 1 или 2 таких образования. Обычным компонентом гиалоплазмы становятся липидные капли.

Через 5 сут в секреторных клетках заметно уменьшается объем цитоплазмы, что связано с продолжением процесса вакуолизации за счет локального автолиза. Крупные вакуоли выглядят прозрачными, в мелких присутствует электронно-плотный осадок. По-видимому, такие мелкие вакуоли образуются на месте цитосегресом после гидролиза их содержимого. В цитоплазме, которая представлена в клетке межвакуолярными тяжами, остается небольшое число органелл.

В ядре, сохраняющем лопастную форму, увеличиваются число и размер глыбок конденсированного хроматина, а ядрышко становится мелким. Эргастоплазма исчезает, гранулярный эндоплазматический ретикулум в виде протяженных профилей распределяется по всей цитоплазме. Диктиосомы встречаются редко и характеризуются незначительной активностью. Митохондрии приобретают ортодоксальный внешний вид (табл. II, *2*), увеличивается размер интрамитохондриальных гранул. Некоторые лейкопласты становятся мельче митохондрий, другие — крупные и разветвленные. Размер пластоглобул увеличивается. Ретикулярные цистерны вокруг пластидной оболочки становятся короче. Плотность распределения свободных рибосом заметно падает (100 на 1 мкм^2). Белковые кристаллы, характерные для ядер барьерной и базальной клеток, по-прежнему очень крупного размера. В некоторых клетках число их даже увеличивается (до четырех). В лейкопластах базальной клетки появляются тонкоструктурированные включения, напоминающие таковые в пластидах барьерной клетки.

Ультраструктура пищеварительных железок старых нестимулированных листьев весьма сходна с таковой у железок после 5-дневной подкормки. Основное различие состоит в том, что в секреторных клетках железок нестимулированных листьев на месте слизистого слоя обнаруживается значительное количество гомогенного вещества, внешне напоминающего вторичную оболочку. Этот слой, по-видимому, возникает в результате гелификации слизи, когда при отсутствии ее выделения на поверхность листа и продолжающейся секреции происходит увеличение концентрации слизистых отложений в периплазматическом пространстве.

Обсуждение

Анализ ультраструктуры клеток пищеварительных железок, подвергшихся стимуляции, свидетельствует о том, что основные изменения, связанные с ней, наблюдаются преимущественно в секреторных клетках, а не в барьерной и базальной.

Первым и наиболее важным процессом, происходящим в секреторных клетках вскоре после контакта железки с насекомым, является выведение гидролитических ферментов на поверхность железки из слизистого слоя через разрывы в кутикуле. Отложение гидролаз в районе слизистого слоя было цитохимически продемонстрировано нами ранее (Муравник, 1983). Транспорт крупных белковых молекул из этого слоя, очевидно, происходит путем их вымывания восходящим потоком воды. Визуально секреция пищеварительной жидкости проявляется в увлажнении листовой поверхности, в то же время цитологические данные указывают на снижение концентрации гранулярно-фибриллярного содержимого слизистого слоя, на появление осмиофильных включений (вероятно, белков) в кутикулярных разрывах, а также темного осадка снаружи от кутикулы. Поступление дополнительного количества ферментов в слизистый слой обеспечивается за счет экзоцитоза вакуолей в периплазму. Такой процесс был уже описан прежде (Васильев, Муравник, 1986) как один из механизмов выведения гидролаз в слизистый слой в период дифференциации пищеварительных железок. На индуцированное освобождение ферментов из вакуолей (с уменьшением доли вакуома), а также на их выведение из района «губчатой» клеточной оболочки у пищеварительных железок видов рода *Pinguicula* указывают в своей работе Y. Heslop-Harrison и R. Knox (1971). Авторы провели цитохимическое определение локализации активности кислой фосфатазы (на светооптическом уровне) и обнаружили частичное исчезновение осадка из вакуолей и радиальных стенок головок стимулированных железок.

В цитоплазме секреторных клеток в первые часы после подкормки наблюдается пространственное перераспределение органелл: экзоцитозу вакуолярного содержимого предшествует смещение некоторых вакуолей к плазматической мембране; рядом с последней часто обнаруживаются митохондрии; цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума образуют скопления в виде эргастоплазмы и также располагаются в периферических отделах цитоплазмы. Формирование эргастоплазмы, как было отмечено ранее А. Е. Васильевым (1977), является характерной чертой протеиногенных клеток растений и связано с высоким уровнем биосинтетических процессов в этих клетках. Мы полагаем, что в стимулированных пищеварительных железках *P. vulgaris* появление эргастоплазмы обусловлено синтезом дополнительного количества белков, в то же время приуроченность цистерн эндоплазматического ретикулума к плазмалемме может быть связана с транспортом веществ из них в периплазму. Цистерноидная форма эндоплазматического ретикулума вместо скопления трубочек появлялась уже через 30 мин после подкормки в секреторных клетках пищеварительных железок *Drosophyllum* (Schnepf, 1961). Вблизи плазмалеммы располагается и большая часть ретикулярных цистерн в секреторных клетках пищеварительных железок *Dionaea* (Robins, Juniper, 1980a, b) в период переваривания добычи.

Мы не обнаружили картин непосредственного слияния цистерн эндоплазматического ретикулума с плазмалеммой, однако в редких случаях наблюдался мембранный контакт между ними. Тем не менее нельзя исключать вероятность образования кратковременных анастомозов ретикулярных мембран с плазматической, через которые содержимое эндоплазматического ретикулума может попадать в слизистый слой. Такие анастомозы, хотя и редко регистрируемые, рассматриваются как один из возможных путей секреции ферментов в дифференцирующихся пищеварительных железках видов рода *Pinguicula* (Васильев, Муравник, 1986). R. Robins и B. Juniper (1980a, b), изучавшие особенности функционирования пищеварительных железок *Dionaea*, предполагали в них только такой механизм выведения гидролаз за плазмалемму.

Несмотря на то что эргастоплазма становится одной из характерных особенностей ультраструктуры секреторных клеток *P. vulgaris* в первые 1—2 сут после стимуляции, интенсивность биосинтеза белка в этих клетках, по-видимому,

существенно не увеличивается. Мы не обнаружили в них возрастания плотности распределения свободных рибосом и признаков усиления активности ядрышка. Увеличение протяженности цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума может происходить за счет агранулярных его элементов, с которыми связываются рибосомы, присутствующие в гиалоплазме в свободном состоянии. Формирование эргастоплазмы без заметного увеличения активности остальных компонентов аппарата белкового синтеза, а также локализация ретикулярных цистерн рядом с плазмалеммой могут быть связаны с необходимым для выделения воды транспортом части ионов из ретикулума в периплазматическое пространство. Присутствие некоторых ионов, например Mg^{2+} и Ca^{2+}, в оболочке секреторных клеток может потребоваться и потому, что они являются эффекторами протеолитических ферментов (Heinrich, 1984). По данным разных авторов (Steveninck et al., 1976; Kramer, 1979; Buckhout, 1983), эндоплазматический ретикулум действительно представляет собой компартимент для транспорта разных ионов.

Подкормка листьев белоксодержащим субстратом не оказывает существенного влияния на активность аппарата Гольджи секреторных клеток. Частичная его активизация, выражающаяся в большем числе окаймленных пузырьков, наблюдается только в первые часы после попадания насекомого на поверхность головки. Это, вероятно, обусловлено участием пузырьков в секреции дополнительного количества кислых гидролаз, синтезируемых после подкормки на мембранно-связанных рибосомах эндоплазматического ретикулума.

Обращает на себя внимание чрезвычайно активный хондриом секреторных клеток, степень развития которого не уменьшается, а поддерживается на высоком уровне довольно долго и после стимуляции. Приуроченность митохондрий преимущественно к плазмалемме отражает активизацию энергетически зависимых процессов, происходящих на этой мембране. О возрастании парциального объема хондриома, а также об увеличении частоты встречаемости крист у подкормленных железок *Dionaea* сообщают в своей работе Robins и Juniper (1980c); достаточно активными выглядят митохондрии и в железках *Drosophyllum* (Schnepf, 1963) на аналогичной стадии пищеварительного цикла.

Heslop-Harrison и Knox (1971), применив метод светооптической авторадиографии, показали, что железки видов рода *Pinguicula* уже через 1.0—1.5 ч от момента стимуляции начинают поглощать переваренные продукты. Обнаруженное нами в барьерной клетке *P. vulgaris* относительно широкое периплазматическое пространство мы связываем с абсорбцией пищеварительными железками растворимых продуктов гидролиза и именно с тем, что объем жидкости, диффундирующей в нисходящем направлении, вероятно, превышает пропускную способность плазмалеммы барьерной клетки, а поясок Каспари препятствует движению этой жидкости по апопласту. Мы считаем, что в это время происходит наиболее интенсивное поглощение веществ, образованных в результате переваривания. Через 14 ч, когда значительное количество продуктов гидролиза уже абсорбировалось, периплазматическое пространство из барьерной клетки исчезает.

Мы не получили практически никаких ультраструктурных данных о том, что продукты переваривания у *P. vulgaris* поглощаются эндоцитозным механизмом. Увеличение числа окаймленных пузырьков, которые обычно участвуют в эндоцитозе, по нашему мнению, в секреторных клетках пищеварительных железок с этим процессом не связано. Эти пузырьки, очевидно, не могут обеспечить обратное поступление всего объема жидкости, оказавшегося на поверхности листа. Основное количество абсорбированных веществ, попадая через плазмалемму в гиалоплазму секреторных клеток, движется в ней по градиенту концентрации и поступает в барьерную и базальную клетки через плазмодесмы. Меньший объем продуктов переваривания, перемещаясь апопластическим путем, достигает пояска Каспари барьерной клетки. Поскольку поясок препятствует транспорту

веществ по оболочке, продукты гидролиза попадают в цитоплазму этой клетки через плазмалемму в зоне периклинальной стенки.

Ультраструктурные особенности секреторных клеток характеризуют эти клетки как наиболее активные по сравнению с другими клетками пищеварительных железок. Цитологические признаки высокой активности сохраняются в них в течение всего секреторно-абсорбционного цикла, что позволяет приписать этим клеткам, а не барьерной, основную роль в выведении пищеварительной жидкости и в восприятии раздражения, поступающего от пойманной добычи. Этот вывод противоречит мнению Y. Helsop-Harrison и J. Heslop-Harrison (1981) о том, что по окончании дифференциации в секреторных клетках *P. grandiflora* происходит тотальная автофагия с разрушением всех мембран и освобождением ферментов в полость клеток. Авторы, рассматривая секреторные клетки как «мешки с ферментами», считают их пассивными структурами, тогда как активными в восприятии раздражения должны быть барьерные клетки. Анализ микрофотографий, имеющихся в работе Y. Heslop-Harrison и J. Heslop-Harrison, и сопоставление с собственными результатами дают возможность заключить, что вывод этих исследователей ошибочен из-за неадекватной фиксации материала.

Наблюдаемые в секреторных клетках стимулированных железок спустя несколько дней после подкормки конденсация хроматина, уменьшение ядрышка, снижение плотности распределения свободных рибосом, сокращение протяженности ретикулярных футляров вокруг пластид и накопление пластоглобул в лейкопластах, увеличение числа мультивезикулярных телец, появление миелиноподобных структур, а затем уменьшение числа всех органелл характерны для стареющих клеток. Эти изменения не обусловлены стимуляцией, поскольку обнаруживаются также и в секреторных клетках нестимулированных железок аналогичного возраста. Они, очевидно, связаны с генетически запрограммированной эфемерностью листьев видов рода *Pinguicula*, продолжительность жизни которых составляет 10—15 дн. Все это указывает на однократность функционирования пищеварительных железок видов рода *Pinguicula* в отличие от железок *Dionaea*, у которых по окончании секреторно-абсорбционного цикла наблюдается восстановление биосинтетической активности (Scala et al., 1968; Schwab et al., 1969).

На основании полученной цитологической характеристики и анализа данных литературы можно предложить следующую модель функционирования пищеварительных железок *P. vulgaris* после стимуляции. Насекомое, приклеившееся к листу благодаря выделениям слизевых железок, подвергается действию гидролитических ферментов, присутствующих в каплях ловчей слизи (Heslop-Harrison, 1975), а также в следовых количествах на поверхности головок пищеварительных железок. Продукты гидролиза проникают через разрывы в кутикуле в апопласт секреторных клеток пищеварительных железок и являются, по-видимому, тем химическим раздражителем, который инициирует секрецию из этих железок пищеварительной жидкости.

Объем выделяемой жидкости значительно превышает объем самих железок, принимавших участие в секреторном процессе. Гидролазы, синтезированные в секреторных клетках, вымываются из слизистого слоя большим количеством воды, поступающей из других клеток листа, в том числе из расположенных по соседству трахеальных элементов. Для создания направленного тока воды в цитоплазму клеток пищеварительных железок в них должен развиваться высокий осмотический градиент, который обеспечивается, по-видимому, присутствием ионов. Действительно, транспорт ионов Cl^- из базальной клетки через барьерную и секреторные на поверхность пищеварительных железок после их стимуляции был продемонстрирован у *P. ionantha* в работе Y. Heslop-Harrison и J. Heslop-Harrison (1980).

По нашему мнению, активную роль в восприятии раздражения, поступаю-

щего от насекомого, играет плазмалемма секреторных клеток пищеварительных железок. На ней же должен находиться и «насос», обеспечивающий выведение ионов Cl^- из цитоплазмы. К такому заключению мы приходим на основании внешнего вида секреторных клеток с протяженной интактной плазмалеммой и митохондриями конденсированного типа, находящимися с ней в близком соседстве. О ведущей роли секреторных клеток в транспорте ионов Cl^- из стимулированных пищеварительных железок *Dionaea* сообщают также Rea et al. (1983).

Известно, что источником энергии для транспорта анионов органических и неорганических кислот могут быть как гидролиз молекул АТФ, так и электрохимические градиенты других ионов, например Na^+ или H^+ (Воробьев, 1980). Таким образом, выведение из цитоплазмы секреторных клеток *P. vulgaris* ионов Cl^- может осуществляться посредством их сопряженного транспорта с ионами H^+. Секреция ионов H^+ за плазмалемму секреторных клеток способствует значительному падению pH пищеварительной жидкости и тем самым созданию оптимальной для гидролитических ферментов кислотности среды. Robins и Juniper (1980с) высказали аналогичное предположение относительно пищеварительных железок *Dionaea.*

Энергия для транспорта ионов секреторными клетками *P. vulgaris* обеспечивается высокоактивным хондриомом.

Обеднение цитоплазмы секреторных клеток пищеварительных железок ионами Cl^- обусловливает пассивное (по градиенту концентрации) перемещение их из подлежащих барьерной и базальной клеток.

Активная секреция H^+ из цитоплазмы вызывает гиперполяризацию плазмалеммы, что может быть причиной смещения к ней вакуолей, расположенных в апикальной части секреторных клеток. Это создает предпосылки для экзоцитоза вакуолярного содержимого в слизистый слой уже через 0.5 ч после стимуляции. Естественно, что первыми на поверхность головок пищеварительных железок через разрывы в кутикуле поступают гидролазы из слизистого слоя. Но уже вскоре к ним присоединяются ферменты, запасавшиеся в вакуолях.

Различные компоненты пищеварительной жидкости у *P. vulgaris* секретируются из цитоплазмы разными способами: ионы и вода выводятся через всю поверхность плазмалеммы (эккриновая секреция), в то же время крупные молекулы гидролитических ферментов попадают в слизистый слой вследствие экзоцитоза вакуолей и окаймленных пузырьков (гранулокриновая секреция) или в результате временных анастомозов ретикулярных элементов с плазмалеммой. Наши наблюдения поддерживают высказанное ранее Robins (1976) для *Dionaea* предположение, что освобождение воды и белка осуществляется разными механизмами.

По нашему мнению, поглощение растворимых продуктов происходит через плазмалемму секреторных клеток одновременно с активной секрецией ионов и воды в оболочку. Секреция ионов H^+ из цитоплазмы с затратой энергии сопровождается их абсорбцией по градиенту концентрации. Именно с пассивным транспортом ионов H^+ может быть сопряжено эккриновое поступление аминокислот, пептидов, сахаров и других низкомолекулярных соединений, которые образуются в результате гидролиза на поверхности листа. Изучение поглощения переваренных продуктов пищеварительными железками *Dionaea* свидетельствует о непосредственной роли ионов H^+, секретируемых этими железками в ходе стимуляции, в облегчении поглощения аминокислот из полости ловушки (Rea, Whatley, 1983).

В процессе абсорбции вслед за поступлением ионов (вначале H^+, а затем и Cl^-) из апопласта в симпласт секреторных клеток возвращается в лист и вода. Наше предположение подтверждается биофизическими данными, полученными для ловушек *Utricularia*, из полости которых после их захло-

пывания вода активно отсасывается (Sydenham, Findlay, 1973, 1975). Авторы продемонстрировали перемещение ионов Cl^- из просвета пузырька в клетки его стенки против электрохимического градиента за счет активного транспорта, сопряженного с транспортом ионов Na^+.

Через 2 сут, когда стимулированный лист вновь разворачивается и его поверхность становится практически сухой, поглощение продуктов переваривания полностью заканчивается. Растворимые соединения, поступившие из секреторных клеток в лежащие ниже клетки железок, а также в ткани листа, могут включаться в метаболические процессы или откладываться в виде запасных веществ. Подтверждением последнего предположения, по нашему мнению, является увеличение размера и (или) числа белковых кристаллов в ядрах барьерной и базальной клеток. Тот факт, что в лейкопластах барьерной клетки через несколько дней после стимуляции отмечается укрупнение тонкоструктурированных включений, а в базальной клетке такие же включения начинают появляться, свидетельствует о накоплении метаболитов и в пластидах пищеварительных железок.

Автор благодарит А. Е. Васильева за руководство работой и ценные замечания при ее обсуждении.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Васильев А. Е.*, *Муравник Л. Е.* Изменение ультраструктуры нестимулированных пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в связи с секрецией. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 8, с. 1050—1059. — *Воробьев Л. Н.* Регулирование мембранного транспорта в растениях. — В кн.: Итоги науки и техники. Физиология растений. Т. 4. М.: ВИНИТИ, 1980, с. 5—77. — *Муравник Л. Е.* Цитохимическое определение активности кислой фосфатазы в пищеварительных железках *Pinguicula vulgaris* L. — Тез. докл. V Всесоюз. симпоз. по ультраструктуре растений. Кишинев, 1983, с. 107—108. — *Buckhout T. J.* ATP-dependent Ca^{2+} transport in endoplasmic reticulum isolated from roots of *Lepidium sativum* L. — Planta, 1983, vol. 159, N 1, p. 84—90. — *Casper S. J.* Monographie der gattung *Pinguicula* L. — Bibliotheca Botanica, 1966, Bd 31, Hf 127/128. 209 S. — *Heinrich G.* LAMMA — ionenspektren der Fangschleime carnivoren Pflanzen. — Bioch. Physiol. Pfl., 1984, Bd 179, N 1/2, S. 129—143. — *Heslop-Harrison Y.* Enzyme release in carnivorous plants. — In: Lysosomes in biology and pathology., 1975, vol. 4, N 43, p. 525—578. — *Heslop-Harrison Y.*, *Heslop-Harrison J.* Chloride ion movement and enzyme secretion from the digestive glands of *Pinguicula*. — An. Bot., 1980, vol. 45, N 6, p. 729—731. — *Heslop-Harrison Y.*, *Heslop-Harrison J.* The digestive glands of *Pinguicula*: structure and cytochemistry. — An. Bot., 1981, vol. 47, N 3, p. 293—319. — *Heslop-Harrison Y.*, *Knox R. B.* A cytochemical study of the leaf-gland enzymes of insectivorous plants of the genus *Pinguicula*. — Planta, 1971, vol. 96, N 3, p. 183—211. — *Kramer D.* Ultrastructural observations on developing leaf bladder cells of *Mesembryanthemum crystallinum* L. — Flora, 1979, Bd 168, Hf 1/2, S. 193—204. — *Rea P. A.*, *Joel D. M.*, *Juniper B. E.* Secretion and redistribution of chloride in the degestive glands of *Dionaea muscipula* Ellis (Venus's flytrap) upon secretion stimulation. — New Phytol., 1983, vol. 94, N 3, p. 359—366. — *Rea P. A.*, *Whatley F. R.* The influence of secretion elicitors and external pH on the kinetics of D-alanine uptake by the trap lobs of *Dionaea muscipula* Ellis (Venus's flytrap). — Planta, 1983, vol. 158, N 4, p. 312—319. — *Robins R. J.* The nature of the stimuli causing digestive juice secretion in *Dionaea muscipula* Ellis (Venus's flytrap). — Planta, 1976, vol. 128, N 3, p. 263—265. — *Robins R. J.*, *Juniper B. E.* The secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. I. The fine structure and the effect of stimulation on the fine structure of the digestive gland cells. — New Phytol., 1980a, vol. 86, N 3, p. 279—296. — *Robins R. J.*, *Juniper B. E.* The secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. II. Storage and synthesis of the secretory proteins. — New Phytol., 1980 b, vol. 86, N 3, p. 297—311. — *Robins R. J.*, *Juniper B. E.* Th secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. V. The absorption of nutrients. — New Phytol., 1980 c, vol. 86, N 4, p. 413—422. — *Scala J.*, *Schwab D.*, *Simmons E.* The fine structure of the digestive gland of Venus's flytrap. — Am. J. Bot., 1968, vol. 55, N 6, p. 649—657. — *Schnepf E.* Quantitative Zusammenhänge zwischen der Sekretion des Fangschleimes und den Golgi-Strukturen bei *Drosophyllum lusitanicum*. — Z. Naturforsch., 1961, Bd 16b, Hf 6, S. 605—610. — *Schnepf E.* Zur Cytologie und Physiologie pflanzlicher Drüsen. III. Cytologische Veränderungen in den Drüsen von *Drosophyllum* während der Verdauung. — Planta, 1963, vol. 59, N 4, p. 351—379. — *Schwab D. W.*, *Simmons E.*, *Scala J.* Fine structure changes during function of the digestive gland of Venus's flytrap. — Am. J. Bot., 1969, vol. 56, N 1, p. 88—100. — *Steveninck R. F. M. Armstrong W. D.*, *Peters P. D.*, *Hall T. A.* Ultrastructural localization of ions. III. Distribution of chloride in mesophyll cells of mangrove (*Aegiceras corniculatum* Blanco). —

Austr. J. Plant. Phys., 1976, vol. 3, N 3, p. 367—376. — *Sydenham P. H., Findlay G. P.* The rapid movement of the bladder of *Utricularia* sp. — Aust. J. Biol. Sci., 1973, vol. 26, N 5, p. 1115—1126. — *Sydenham P. H., Findlay G. P.* Transport of solutes and water by resetting bladder of *Utricularia.* — Aust. J. Plant Physiol., 1975, vol. 2, N 3, p. 335—351.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 2 VII 1987.

SUMMARY

After stimulation by protein substrate, the secretory cells of the digestive glands retain the ultrastructural features of high metabolic activity during all the period of digestion and absorption of the soluble products. Based on cytological data, the following model of the gland functioning is proposed. The stimulation of glands by exogenic protein leads them to the release of the voluminous digestive fluid onto the leaf surface. The hydrolytic enzymes contained in the fluid are discharged directly from the slime layer of the secretory cells and also from the vacuoles through the exocytosis of their content. The plasmolemma of the secretory cells plays a major role in the perception of the stimulus and water transport. The absorption of substances formed in hydrolysis occurs also through the secretory cell plasmalemma. The absorption proceeds simultaneously with the hyrdolase and water secretion. The energy for the bidirectional transport may by provided by the highly active chondryome of the secretory cells. Like in unstimulated glands, in glands of the fed leaves during the period of the secretion-absorption cycle, the destructive processes are initiated which become more pronounced some days after stimulation. The changes observed may be compared with those characteristic of senescent cells. It is concluded that the glands perticipate only once in the digestion of the prey.

УДК 581.821 : 581.48 : 537.533.35 : 582.42/.47

Т. Д. Сурова, Э. В. Квавадзе

УЛЬТРАСТРУКТУРА СПОРОДЕРМЫ НЕКОТОРЫХ ГОЛОСЕМЕННЫХ (*METASEQUOIA, CUNNINGHAMIA, SCIADOPITYS*)

T. D. SUROVA, E. V. KVAVADZE. SPORODERM ULTRASTRUCTURE IN SOME GYMNOSPERMS (*METASEQUOIA, CUNNINGHAMIA, SCIADOPITYS*)

Пыльца *Sciadopitys verticillata*, *Cunninghamia lanceolata* и *Metasequoia glyptostroboides*, интродуцированных в Ботаническом саду г. Сухуми, исследована с помощью СМ, СЭМ и ТЭМ для уточнения наиболее важных диагностических признаков, к которым относятся тип апертуры, структура экзины, степень развития эндэкзины и перинопoдобной оболочки. Отмечено отрицательное влияние интродукции на нормальное развитие пыльцы *S. verticillata*. Большинством признаков пыльца *S. verticillata* отличается от пыльцы представителей сем. *Taxodiaceae* и проявляет сходство, особенно в ультраструктуре экзины, с пыльцой других, относительно примитивных голосеменных из отделенных семейств: *Ginkgoaceae*, *Gnetaceae*, *Podocarpaceae*. Сделано заключение о целесообразности выделения рода *Sciadopitys* в отдельное семейство. Структура оболочки пыльцевых зерен изученных видов рассмотрена в связи с проблемой гармомегатности.

Данные светомикроскопических исследований пыльцы представителей семейства *Taxodiaceae*, включая род *Sciadopitys*, приведены в работах многих авторов (Wodehouse, 1935; Van Campo, 1950; Ueno, 1951; Зауер, 1963; Зауер, Мчедлишвили, 1966; Шатилова и др., 1984). Однако до сих пор исследователи сталкиваются с большими трудностями в процессе видовых и даже родовых определений рецентной, субрецентной и ископаемой пыльцы этих голосеменных. Особенно сложно определять деформированные и разорванные пыльцевые зерна, процент которых в препаратах всегда очень велик. Значительная часть пыльцевых зерен этих растений в процессе фоссилизации или в результате ацетолизной обработки утрачивает полностью или частично наружные слои оболочки, а вместе с ними и самые важные диагностические признаки (Квавадзе, 1985; Kedves, 1985a, b).

Вероятно, плохая сохранность пыльцы представителей сем. *Taxodiaceae* и рода *Sciadopitys* является одной из причин многочисленных противоречий, встречающихся в палинологических работах. Больше всего несоответствий обнаружено в оценке диагностических признаков пыльцы *Sciadopitys*. В частности, некоторые авторы отмечают присутствие папиллы у пыльцевых зерен *Sciadopitys*, а ее характеристики (размеры, форму) считают существенными диагностическими признаками (Van Campo, 1950; Петросьянц, 1967). Другие вообще отрицают наличие папиллы у пыльцы этого рода (Ueno, 1973; 1982; Квавадзе, 1986). Сложность работы с ископаемой и рецентной пыльцой *Sciadopitys* обусловлена, помимо плохой сохранности, большой вариабельностью размеров пыльцевых зерен, строения экзины, размеров и формы бороздовидной лептомы. Отсюда — противоречия в описании скульптуры поверхности пыльцевых зерен *Sciadopitys*, и, возможно, этим объясняется, на наш взгляд, слишком

преувеличенное обилие ископаемых видов, сближаемых с этим родом, выделенных на основании палиноморфологических данных (Krutzsch, 1971).

Большинство таксодиевых имеет мелкую пыльцу, характеризующуюся сходными и незначительными по размерам скульптурными элементами, детали которых почти не поддаются изучению с помощью светового микроскопа (СМ).

Исследования с использованием сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) продемонстрировали большое разнообразие тонких деталей скульптуры таксодиевых (Ueno, 1973, 1974; Reyre, 1975; Мейер, 1977; Квавадзе, 1984, 1985; Kedves, 1985a).

Первые сообщения об ультраструктуре спородермы таксодиевых на основании изучения ее с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) принадлежат японским авторам T. Yamaszaki и M. Takeoka (1975, цит. по: Ueno, 1960) и J. Ueno (1960). По данным Ueno (1951, 1960, 1982, 1984), в оболочке таксодиевых и сциадопитиса, помимо интины и экзины, присутствует еще один слой — перина (comfit type perine), к которой автор относит все надэкзиновые тапетальные отложения, включая орбикулы (тела Убиша), трифину и т. п. Присутствие орбикулярного слоя в оболочке пыльцы таксодиевых и некоторых других голосеменных (сем *Taxaceae* и др.) было подтверждено дальнейшими исследованиями (Мейер, 1977).

Вопрос о принадлежности орбикулярного слоя оболочки пыльцы голосеменных к перине остается одним из наиболее спорных в палинологии и не может быть решен без онтогенетических исследований. В настоящей работе, как и в предыдущей, посвященной ультраструктуре спородермы представителей рода *Taxus* (Сурова, Гумбатов, 1986), мы ограничимся условным нейтральным термином «периноподобная оболочка», соответствующим по содержанию «comfit type perine» (Ueno, 1960, 1984).

На схеме ультраструктуры спородермы хвойных Ueno (1960) подразделил экзину таксодиевых на 4 слоя: эктосэкзину, эндосэкзину, эктонэкзину, эндонэкзину. Первые 3 слоя соответствуют вместе эктэкзине, а последовательно — тектуму, гранулярному инфратектуму и подстилающему слою (Van Campo, Lugardon, 1973; Doyle et al., 1975), последний — эндэкзине s. str. (Van Campo, Lugardon, 1973; Мейер, 1977).

Характеризуя инфратектатную структуру оболочки пыльцы голосеменных, M. Van Campo и B. Lugardon (1973) выделили 3 ее основных типа: колумеллярную, характерную для ископаемой пыльцы рода *Classopollis*; альвеолярную, свойственную двумешковым пыльцевым зернам представителей пор. *Pinales*; гранулярную, обнаруженную у всех членов кл. *Gnetopsida*, а также некоторых других хвойных из сем. *Araucariaceae* и *Cupressaceae*. Н. Р. Мейер (1976, 1977), исследовав развитие оболочки пыльцы ряда голосеменных, в том числе представителей рода *Ginkgo*, показала, что «колумеллы» в инфраструктуре оболочки пыльцы голосеменных не идентичны таковым у большинства покрытосеменных, так как формируются на матриксе иного типа — везикулярном, а не фибриллярном. Структура инфратектума, свойственная пыльце *Ginkgo*, была названа этим автором псевдоколумеллярной. Весьма проблематичным и не очень убедительным нам кажется предположение T. Taylor и K. Alvin (1984) о формировании истинных колумелл на дифференцированном фибриллярном матриксе у ископаемой пыльцы *Classopollis*. Анализ блестящих микрографий, представленных в работе этих авторов (Taylor, Alvin, 1984, fig. 10, 11), свидетельствует о том, что «колумеллы» *Classopollis*, по-видимому, соответствуют псевдокулумеллам *Ginkgo*. В настоящей статье мы использовали удобную терминологию Van Campo и Lugardon (1973), за исключением термина «колумелла», считая вслед за Мейер более правильным употребление термина «псевдоколумелла» и соответственно «псевдоколумеллярный инфратектум».

Начиная исследования ультраструктуры спородермы голосеменных с изучения пыльцы родов *Sciadopitys*, *Cunninghamia*, *Metasequoia*, мы руководство-

вались прежде всего необходимостью уточнить структуру спородермы таксодиевых и сциадопитиса, выявить признаки, важные для правильного определения остатков пыльцевых зерен этих растений, широко представленных в отложениях.

Материал и методика

Пыльца всех изученных видов собрана с растений, произрастающих в культуре, в Ботаническом саду г. Сухуми, за исключением одного образца пыльцы *Sciadopitys verticillata*, любезно присланного J. Ueno из Японии (табл. I, *1*).

В световом микроскопе исследованы ацетолизированные (Erdtman, 1943) и неацетолизированные пыльцевые зерна, окрашенные спиртовым раствором основного фуксина. На СЭМ JSM-50A и JSM-35 исследована напыленная золотом неацетолизированная пыльца, помещенная на кусочки двусторонней липкой ленты, прикрепленные к столикам-держателям. С помощью ТЭМ Tesla BS-500 изучена неацетолизированная пыльца, фиксированная в 3%-м растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере pH 7.2 при комнатной температуре в течение 24 ч с последующей дофиксацией в 2%-м растворе OsO_4 на том же буфере в течение 4 ч. Материал был обезвожен в серии спиртов нарастающей концентрации и абсолютном ацетоне и заключен в эпон. Срезы изготовлены стеклянными ножами на ультратоме Reichert и контрастированы на сеточках уранилацетатом и цитратом свинца.

Описание пыльцы

Sciadopitys verticillata Siebold et Zucc. (табл. I, II)

Пыльцевые зерна сферические или полусферические, в последнем случае с выпуклой проксимальной и уплощенной или вогнутой дистальной стороной, диаметром 36.0—71.0 мкм; лептома — утонченный участок дистальной поверхности пыльцевого зерна — бороздовидная, длиной 8.0—10.0 мкм, часто неопределенная в очертании (табл. I, *1*, *5*, *6*, *8*). Экзина двуслойная, толстая, на дистальной стороне пыльцевых зерен более тонкая. Толщина эктэкзины на проксимальной стороне 2.3—2.5 мкм; по мере приближения к дистальной части эктэкзина постепенно утончается за счет уменьшения размеров скульптурных элементов (табл. I, *2*, *3*, *4*), которые почти полностью отсутствуют в области лептомы, где эктэкзина представлена только тонким подстилающим слоем (табл. I, *2*, *4*, *7*).

Скульптура поверхности эктэкзины варьирует от шипиковато-ямчато-гладкой до шипиковато-бугорчатой (табл. I, *5*, *6*, *8*; II, *1*, *4*). Бугры на проксимальной поверхности, сливаясь, образуют толстый (1.5—1.8 мкм) куполовидный тектум либо сплошной, либо в разной степени перфорированный в зависимости от размеров и числа слившихся вместе бугров (табл. II, *2*, *3*, *5* — *7*). Тектум при помощи колумеллоподобных выростов (табл. II, *2*, *3*, *7*) по краям и местами в центре куполообразного возвышения сочленяется с лежащим ниже подстилающим слоем, местами же между куполом покрова и подстилающим слоем сохраняется обширное «свободное» пространство (табл. II, *5*, *6*), в котором лишь изредка обнаруживаются мелкие гранулы, находящиеся обычно в контакте с подстилающим слоем (табл. II, *5*, *8*). В районе, прилегающем к лептоме, бугры не образуют купола, здесь они либо располагаются одиночно (табл. I, *2*—*4*), либо частично сливаются друг с другом, формируя сплошную почти ровную поверхность экзины (табл. I, *5*). Иногда в центре почти гладкой бороздовидной лептомы выделяется чуть возвышенный участок, наподобие перемычки стягивающий ее противоположные края (табл. I, *5*, *8*). На срезе он выявляется в виде невысокой складки экзины на дистальной поверхности пыльцевого зерна (табл. I, *2*). Эндэкзина ламеллярная, более тонкая, чем эктэкзина, состоит из 4—5 слоев параллельных, почти непрерывных, плотно прилегающих друг к другу ламелл одинаковой толщины и электронной плотности (табл. II, *2*, *3*, *5*, *7*).

Максимальная толщина эндэкзины 0.6—0.8 мкм. У краев лептомы ламеллы сливаются, дно бороздовидной лептомы подстилает всего одна ламелла эндэкзины (табл. I, *4*, *7*). Местами эктэкзина слегка отслаивается от эндэкзины.

На поверхности эктэкзины всех пыльцевых зерен были обнаружены орбикулы различного размера, не образующие сплошного слоя (табл. II, *4*). Их поверхность, как и таковая эктэкзины, покрыта мелкими шипиками. Интина в зрелых пыльцевых зернах обычно толстая (табл. II, *3*). Большинство исследованных зерен данного вида в нашем материале не обладало нормально развитой интиной либо по причине их незрелости, либо, возможно, часть зерен была стерильна. Об этом, по-видимому, свидетельствует и большой процент (40—50%) деформированных зерен в препаратах.

Cunninghamia lanceolata Hook. f. (табл. III)

Пыльцевые зерна сферические или полусферические с выпуклой проксимальной и слегка вогнутой дистальной поверхностями, диаметром 28.0—39.0 мкм; лептома обширная, занимает почти всю дистальную поверхность, в центре которой располагается наиболее тонкий участок оболочки, имеющий форму поры диаметром 1.5—2.0 мкм. Эктэкзина гранулярная двуслойная, более толстая на проксимальной поверхности, максимальная толщина эктэкзины 1.1—1.3 мкм. Гранулы неправильной формы с многоугольными очертаниями располагаются в один или местами в несколько рядов и как бы сцементированы друг с другом по углам в точках соприкосновения (табл. III, *1*, *2*, *4*). Гранулы формируют тонкий покров более или менее равномерной толщины (0.5—0.7 мкм), образующий на проксимальной поверхности ряд невысоких куполообразных «вздутий», которые своими краями сочленяются с тонким подстилающим слоем (табл. III, *2*, *3*). На дистальной поверхности гранулы расположены в несколько рядов, тесно прижаты друг к другу, но куполообразных возвышений не образуют (табл. III, *1*, *4*). Часть дистальной поверхности пыльцевого зерна, прилегающая к поровидному участку, почти гладкая, гранулы здесь очень мелкие и редкие (табл. III, *5*). Поверхность гранул и образованного ими покрова шиповатая (табл. III, *1*, *2*). Эктэкзина местами значительно отслаивается от эндэкзины (табл. III, *1*, *7*) и может частично утрачиваться даже без предварительной обработки кислотами и щелочами (табл. I, II, *6*). Эндэкзина ламеллярная, толщиной 0.3—0.4 мкм, состоит из 6—7 слоев параллельных, плотно лежащих непрерывных ламелл, одинаковой толщины и окраски (табл. III, *1*, *2*, *7*).

На поверхности всех зерен обнаружена перинοподобная оболочка, включающая округлые орбикулы с электронно-прозрачной серединой и электронноплотными шиповатыми краями, а также фибриллярно-гранулярное трифиноподобное вещество, покрывающее не только поверхность покрова и орбикул, но и заполняющее полости между соседними гранулами в покрове (табл. III, *1*, *4*). В отдельных случаях орбикулоподобные частицы были обнаружены не снаружи на покрове, а под ним (табл. III, *7*, *8*). Интина многослойная, значительно утолщена в подапертурном участке пыльцевого зерна (табл. III, *5*). Пыльца этого вида почти не деформирована, обычно с развитой интиной.

Metasequoia glyptostroboides Hu et Cheng (табл. IV)

Пыльцевые зерна сферические, со слегка приплюснутой или вдавленной дистальной поверхностью диаметром 18.0—22.0 мкм (без учета длины папиллы), с папиллой в центре обширной лептомы на дистальной поверхности (табл. IV, *1*, *2*, *7*). Папилла длиной не более 4.0 мкм, пальцеобразная, закрытая, прямая или в редких случаях со слегка согнутой верхушкой (табл. IV, *7*). Экзина двуслойная, очень тонкая, более толстая на проксимальной поверхности, где ее максимальная толщина едва достигает 0.5—0.6 мкм. Эктэкзина гранулярная,

гранулы более мелкие и округлые, чем у предыдущего вида, расположены в один или несколько рядов, сливаясь, формируют тонкий (0.1—0.2 мкм толщ.) покров, который образует ряд невысоких куполовидных «вздутий» на проксимальной поверхности пыльцевого зерна (табл. IV, *1*, *3*, *5*, *6*). На его дистальной поверхности вздутий нет, а гранулы настолько мелки, что поверхность вздутий эктэкзины выглядит почти гладкой (табл. IV, *1*, *2*, *4*). На лептоме и папилле гранулы отсутствуют и только тонкий подстилающий слой прикрывает их снаружи (табл. IV, *4*). Эктэкзина местами отслаивается от эндэкзины (табл. IV, *6*). Эндэкзина значительно более толстая, чем эктэкзина, толщиной 0.7—0.8 мкм, состоит из 10—11 слоев плотно лежащих, параллельных непрерывных ламелл одинаковой плотности и толщины (табл. IV, *5*).

На поверхности всех зерен обнаружены многочисленные мелкие орбикулы с прозрачной сердцевиной и плотным шиповатым краем (табл. IV, *5*). Интина хорошо развита, значительно утолщена под папиллой (табл. IV, *1*, *4*).

Обсуждение результатов

Основные диагностические признаки пыльцы

Пыльцевые зерна *S. verticillata*, *C. lanceolata*, *M. glyptostroboides* различаются как размерами (самая крупная пыльца у *S. verticillata*, наиболее мелкая у *M. glyptostroboides*), так и ультраструктурой спородермы. Пыльца *Cunninghamia* и *Metasequoia* имеет больше сходных черт между собой и другими таксодиевыми, чем с пыльцой *Sciadopitys*. Общими признаками пыльцы таксодиевых являются тонкая гранулярная эктэкзина, толстая ламеллярная эндэкзина и наличие орбикулярной перинoподобной оболочки или многочисленных орбикул, покрывающих бóльшую часть поверхности пыльцевого зерна (Ueno, 1960; 1973; Gullvåg, 1966; Мейер, 1977). При общем сходстве наблюдаются различия в ультраструктуре экзины пыльцы *Cunninghamia* и *Metasequoia*.

Неправильной формы крупные многоугольные гранулы, входящие в состав эктэкзины *Cunninghamia* (табл. III, *4*), мало похожи на более мелкие округлые гранулы *Metasequoia* (табл. IV, *5*, *6*). Эктэкзина у представителей рода *Cunninghamia* на проксимальной поверхности почти вдвое толще, чем у *Metasequoia*, однако соотношение в толщине эндэкзины у них обратное: у *Cunninghamia* эндэкзина в 1.5—2 раза тоньше (из 6—7 ламелл), чем у *Metasequoia* (10—11 ламелл). В эндэкзине пыльцевых зерен *Sciadopitys* не более 5 слоев ламелл, однако ламеллы более толстые, чем у таксодиевых. Для удобства сравнения полезно ввести понятие эндэкзинового коэффициента, показывающего, какой процент толщины экзины приходится на долю эндэкзины:

$$K_{\text{энд}} = \frac{d_{\text{энд}} \cdot 100}{d} \ \%,$$

где $d_{\text{энд}}$ — максимальная толщина эндэкзины, d — максимальная толщина всей экзины. Значение эндэкзинового коэффициента самое низкое у рода *Sciadopitys* ($K_{\text{энд}}=16$ %), очень высокое у рода *Metasequoia* ($K_{\text{энд}}=60$ %) и промежуточное у *Cunninghamia* ($K_{\text{энд}}=23$ %).

В таблице, обобщающей результаты сравнительно-морфологического исследования пыльцы *Sciadopitys*, *Cunninghamia* и *Metasequoia*, приведены наиболее существенные диагностические признаки.

Несмотря на некоторое сходство, заключающееся в наличии покрова, образующего проксимальные вздутия тонкого подстилающего слоя и орбикул на поверхности экзины, пыльца *Sciadopitys* существенно отличается от таковой изученных видов таксодиевых следующими признаками: бороздовидной лептомой, типом скульптуры, более мощной эктэкзиной с толстым покровом и гра-

Основные диагностические признаки пыльцы *Sciadopitys*, *Cunninghamia*, *Metasequoia*

Род	Размер пыльцевых зерен, мкм	Тип апертуры	Скульптура экзины	Толщина эктэкзины, мкм **	Толщина покрова, мкм ***	Толщина эндэкзины, мкм	$K_{энд}$, %	Число ламелл
Sciadopitys	36.0—71.0	Бороздовидная	Варьирует от бугорчатой до ямчато-гладкой *	2.3—2.5	1.5—1.8	0.3—0.6	16	4—5
Cunninghamia	28.0—39.0	Поровидная	Угловато-гранулярная (шероховатая) *	1.1—1.3	0.5—0.7	0.3—0.4	23	6—7
Metasequoia	18.00—22.0	Папиллятная	Округло-гранулярная *	0.5—0.6	0.1—0.2	0.7—0.8	60	10—11

* С мелкими шипиками по всей поверхности экзины, включая гранулы, бугры, а также орбикулы. ** Максимальная высота куполовидного вздутия, включая подстилающий слой и тектум. *** Максимальная толщина покрова.

нулярно-псевдоколумеллярным инфратектумом, меньшим числом ламелл в эндэкзине, более низким эндэкзиновым коэффициентом, отсутствием хорошо развитой периноподобной оболочки. В то же время по ультраструктуре экзины (наличию псевдоколумеллярных структур в инфратектуме, мощному тектуму с бугорчатой скульптурой на проксимальной поверхности пыльцевого зерна, тонкой эндэкзине и низкому значению эндэкзинового коэффициента, наличию бороздовидной лептомы) пыльца *Sciadopitys* имеет некоторое сходство с таковой представителей сем. *Podocarpaceae*, а именно: *Acmopyle pancheri* (Gullvåg, 1966, pl. 8), *Podocarpus hallii* (Мейер, 1977), *Dacrydium laxifolium* (Pocknell, 1981a), *Phyllocladus alpinus* (Pocknell, 1981b). Основное различие в строении пыльцы *Sciadopitys* и перечисленных видов подокарповых — присутствие воздушных мешков у пыльцы последних, правда, в значительной степени редуцированных у *Phyllocladus*. Орнаментация и внутренняя структура экзины *Sciadopitys*, кроме того, несколько напоминают таковую *Ginkgo*, а также одного из представителей гнетовых — *Gnetum africanum* (Куприянова, 1983; Орел и др., 1986).

Таким образом, в строении экзины *Sciadopitys* в большей степени проявляются черты, свойственные различным, преимущественно примитивным голосеменным, чем таксодиевым, с которыми этот род ранее объединяли в одно семейство.

В свою очередь пыльца таксодиевых, а среди них особенно пыльца *Metasequoia*, по строению оболочки очень близка пыльце представителей сем. *Cupressaceae*, в частности *Cupressus arizonica* (Van Campo, Lugardon, 1973). Общие черты для пыльцевых зерен *Metasequoia* и *Cupressus* — очень тонкая, редуцированная эктэкзина идентичной структуры, толстая эндэкзина, очень высокий (свыше 50 %) эндэкзиновый коэффициент, наличие многочисленных орбикул на поверхности экзины.

Структура спородермы и гармомегатность

Расслоение экт- и эндэкзины, наблюдавшееся у всех трех изученных нами видов (табл. I, *3*, *4*; табл. III, *1*, *6*, *7*; табл. IV, *6*), а также у некоторых других таксодиевых (Мейер, 1977), — явление довольно редкое, связанное, как нам кажется, с несовершенством гармомегатной функции апертуры и оболочки пыльцевых зерен таксодиевых и сциадопитиса. Гармомегатность — одно из самых загадочных свойств пыльцы — была определена R. Wodehouse

(1935) как способность пыльцевого зерна без ущерба для жизнеспособности изменять свою форму, иными словами, любым способом сокращать площадь своей поверхности вслед за изменением объема протопласта при дегидратации и регидратации, которые следуют друг за другом в жизненном цикле пыльцы высших растений.

У цветковых растений гармомегатную функцию выполняют апертуры: борозды, поры, оры. У некоторых представителей подвинутых покрытосеменных из сем. *Asteraceae* гармомегатную роль может играть оболочка пыльцы. Некоторые представители этого семейства обладают пыльцой с так называемой каватной экзиной («cavus» — полость), характеризующейся присутствием более или менее крупных полостей между экт- и эндэкзиной. Предполагают (Blackmore, 1984), что полости, сжимаясь или расширяясь, способствуют аккомодации оболочки пыльцевого зерна к резкому изменению объема его протопласта. Аналогичную роль приписывают альвеолярной экзине мешковой пыльцы хвойных (Мейер, 1977). Любопытно, что у представителей покрытосеменных из сем. *Proteaceae* обнаружено строение экзины, несколько напоминающее таковое в мешках хвойных. У некоторых протейных из рода *Grevillea* тектум в процессе онтогенеза пыльцы приподнимается наподобие арки или арок, при этом колумеллы отделяются от подстилающего слоя, в результате чего образуется одна или несколько более или менее обширных полостей (Rowley, 1981). Одна из возможных функций арочной экзины — сохранение в ее полостях веществ, которые контролируют содержание воды в пыльцевых зернах после их вылета из пыльников.

Мы полагаем, что сходную функцию может выполнять экзина таксодиевых и сциадопитиса благодаря наличию свободных полостей под куполовидными вздутиями покрова на проксимальной стороне пыльцевого зерна. Не исключено, что рыхлогранулярные ребра и шипы, а также «полые бугры» в эктэкзине представителей *Gnetopsida* (Gullvåg, 1966; Van Campo, Lugardon, 1973; Мейер, 1977; Орел и др., 1986) призваны играть ту же роль.

Однако мы не разделяем мнения некоторых авторов о том, что лептома таксодиевых является структурно оформленным гармомегатом. Вряд ли этот столь обширный, тонкий, ничем не защищенный дистальный участок оболочки сформировался как приспособление пыльцы против избыточного обезвоживания. Значительное обезвоживание протопласта пыльцы таксодиевых и сциадопитиса действительно вызывает изменение формы пыльцевого зерна — вдавливание внутрь зерна всей дистальной полусферы, но это изменение формы не сопровождается сокращением площади поверхности зерна и, скорее всего, является обычной деформацией, свидетельствующей о потере жизнеспособности пыльцы. Другим косвенным доказательством в пользу нашего предположения является то, что такой тип лептомы характерен только для немногих влаголюбивых хвойных из семейств *Taxodiaceae* и *Taxaceae*. У пыльцы близких к таксодиевым, но засухоустойчивых представителей сем. *Cupressaceae* наблюдается значительное сокращение относительных размеров лептомы, вплоть до почти полного ее отсутствия. Пыльца хвойных из семейств *Pinaceae* и *Podocarpaceae* обладает воздушными мешками, одна из функций которых, возможно, — защита пыльцевых зерен от избыточной потери воды. При дегидратации, сопровождающейся незначительным погружением дистальной апертуры, мешки смыкаются над ней наподобие замыкающих клеток устьиц и препятствуют дальнейшей потере влаги и изменению формы зерна (Pacini, Franchi, 1984). В результате мешковая пыльцы сосновых и подокарповых характеризуется самым низким процентом (9 %) дегидратации (Ueno, 1982). Пыльца таксодиевых и сциадопитиса теряет очень много воды при экспериментальном переносе ее из атмосферы со 100 %-й влажностью в абсолютно сухую воздушную среду. Процент дегидратации пыльцы *Taxodiaceae* и *Sciadopitys* соответственно 35 и 40 — самый высокий среди хвойных (Ueno, 1982). Это несомненно свидетель-

ство несовершенства гармомегатной функции лептомы и оболочки пыльцы данных растений, с одной стороны, и, по-видимому, большого содержания воды в протопласте пыльцы в период ее вылета из пыльников — с другой.

Степень обезвоживания протопласта при вылете пыльцы в значительной степени связана с внешними факторами: температурой и влажностью воздуха (Heslop—Harrison, 1979b; Pacini, Franchi, 1984).

Естественно, что группы растений, приспособившиеся к жизни в полуаридных или аридных условиях, должны характеризоваться и меньшим содержанием воды в пыльцевых зернах. Действительно, самый большой процент (свыше 50 %) воды содержится в пыльце влаголюбивых тропических растений из семейств *Araceae* и *Zingiberaceae* (Heslop—Harrison, 1979b; Pacini, Franchi, 1984). Потеря такого количества воды может повлечь за собой необратимые изменения объема протопласта пыльцевого зерна, если у него нет специальных приспособлений, либо предотвращающих сильное обезвоживание, либо позволяющих сократить площадь поверхности пыльцы соответственно сокращению ее объема.

Значительное, как мы полагаем, содержание воды в пыльце представителей сем. *Taxodiaceae* и рода *Sciadopitys* неудивительно, если учесть места обитания этих растений. Все они влаголюбивые растения, занимающие в настоящее время крайне ограниченный ареал в основном в районах с теплым муссонным климатом. В прошлом они заселяли более обширные территории и заходили далеко на север, о чем свидетельствуют находки ископаемой пыльцы в Гренландии, Исландии, на Шпицбергене и Земле Франца Иосифа (Manum, 1962; Ильина, 1985). Но и в те отдаленные времена места обитания большинства из них были приурочены к окраинам континентов и соседствовали с крупными акваториями (Зауер, Мчедлишвили, 1966). В настоящее время это вымирающая группа растений, малоприспособленных к сезонным колебаниям климата и аридным условиям. Микростробилы и пыльца таксодиевых прекращают развиваться и гибнут при засухе и резком понижении температуры воздуха (Ярославцев, Захаренко, 1977). То же явление мы наблюдали и у *Sciadopitys*, интродуцированного в Ботаническом саду г. Сухуми.

Мы полагаем, что полиморфизм и высокий процент деформации пыльцы, отмеченные у особей рода *Sciadopitys*, произрастающих в культуре (Квавадзе, 1986), связаны с различными отклонениями в развитии пыльцы, приводящими, как правило, к ее стерильности. Полиморфизм пыльцы несвойствен особям этого рода из естественных мест обитания (Ueno, 1951). Можно предположить, что полиморфизм пыльцы *Sciadopitys* свидетельствует о неблагоприятных условиях для ее нормального развития. Более того, есть основания полагать, что нахождение в одном районе в отложениях одного возраста полиморфной пыльцы, относимой к роду *Sciadopitys*, указывает на то, что в данном районе в определенное время происходила смена климата, связанная с повышением аридности и (или) с установлением сезонности.

Роль защиты пыльцы от избыточной потери влаги приписывается не только апертурам и экзине, но и различным тапетальным, надэкзиновым отложениям: трифине, полленкитту (Pacini, Franchi, 1984). Вполне вероятно, что орбикулярная периноподобная оболочка у безмешковой пыльцы ряда хвойных, в том числе таксодиевых, — приспособление для удержания воды в протопласте пыльцевых зерен. По-видимому, неслучайно основное скопление орбикул наблюдается у таксодиевых на лептоме и особенно на папилле. Возможно, отсутствие орбикулярной оболочки на пыльцевых зернах сциадопитиса объясняет несколько меньшую устойчивость их к высыханию. Вероятно, обширная дистальная лептома таксодиевых является приспособлением к быстрому прорастанию пыльцы. Имитируя условия, способствующие началу прорастания пыльцы таксодиевых и сциадопитиса, можно вызвать разрыв экзины в области лептомы и высвобождение протопластов из нее буквально в течение нескольких минут — таксоидный тип прорастания (Ueno, 1951).

Заключение

1. Пыльцевые зерна *Sciadopitys*, *Gunninghamia* и *Metasequoia* хорошо различаются как макро-, так и ультраструктурными признаками, среди которых наиболее важное диагностическое значение имеют: 1) тип лептомы, 2) тип скульптурных и структурных элементов тектума и инфратектума, 3) максимальная толщина экт-, эндэкзины и тектума, 4) величина эндэкзинового коэффициента, 5) степень развития орбикулярной периноподобной оболочки. Признаки, перечисленные в пунктах 1, 3 и 4 наиболее существенны для диагностики ископаемой пыльцы.

2. Проведенное исследование подтвердило отсутствие папиллы и присутствие отдельных орбикул на поверхности пыльцевых зерен рода *Sciadopitys*. У этого рода орбикулы не формируют более или менее сплошную орбикулярную оболочку, свойственную большинству *Taxodiaceae*. По наличию бороздовидной лептомы и по ультраструктуре спородермы — хорошо развитому тектуму с преимущественно бугорчатой скульптурой, псевдоколумеллятному инфратектуму, небольшому числу слоев ламелл в эндэкзине, низкому значению эндэкзинового коэффициента — пыльца *Sciadopitys* отличается от пыльцы всех представителей сем. *Taxodiaceae*, но проявляет сходство с пыльцой других, относительно примитивных голосеменных из отдаленных систематических групп: сем. *Podocarpaceae*, родов *Ginkgo* и *Gnetum*. Сочетание в пыльце *Sciadopitys* признаков, свойственных пыльце различных современных, преимущественно малоподвинутых хвойных, указывает, возможно, на значительную примитивность этого рода.

3. Пыльца рода *Sciadopitys* сходна с таковой видов сем. *Taxodiaceae* отсутствием мешков, вздутиями тектума на проксимальной поверхности зерна, таксоидным типом прорастания, высоким процентом дегидратации. Перечисленные признаки пыльцы связаны в основном с экологическими факторами и скорее свидетельствуют о сходных природных условиях, в которых сформировались виды рода *Sciadopitys* и сем. *Taxodiaceae*, чем об их близком родстве. Особенности ультраструктуры пыльцы *Sciadopitys* являются дополнительным подтверждением идеи о независимом от таксодиевых происхождении этого рода (Miller, 1982) и подтверждают целесообразность выделения его в самостоятельное семейство (Hayata, 1931; Ueno, 1982) или даже порядок (Тахтаджян, 1986).

4. Пыльца *Cunninghamia* отличается от таковой рода *Metasequoia* отсутствием папиллы, более мощным тектумом, менее толстой эндэкзиной, относительно низким эндэкзиновым коэффициентом ($K_{энд} < 50$ %) — признаками более примитивными, чем те, которыми характеризуется пыльца *Metasequoia*: присутствие папиллы, значительно редуцированная эктэкзина, мощная эндэкзина, высокий эндэкзиновый коэффициент ($K_{энд} > 50$ %).

Большое сходство в ультраструктуре экзины *Metasequoia* с таковой представителей сем. *Cupressaceae* подтверждает предположение о промежуточном положении этого рода и о близком родстве семейств *Taxodiaceae* и *Cupressaceae*.

5. Происхождение обширной лептомы на дистальной полусфере пыльцевых зерен таксодиевых не сопровождалось усовершенствованием гармомегатности пыльцы и, по-видимому, связано с особым, «таксоидным» типом прорастания, свойственным только представителям сем. *Taxodiaceae* и рода *Sciadopitys* (Ueno, 1951).

ЛИТЕРАТУРА

Зауер В. В. Семейство *Taxodiaceae*. — В кн.: Основы палеонтологии. Т. 11. М.: Недра, 1963, с. 280—290. — *Зауер В. В.*, *Мчедлишвили Н. Д.* К истории рода *Sciadopitys* Sieb. et Zucc. — В кн.: К методике палеопалинологических исследований: Материалы II Междунар.

палин. конф. Л.: Наука, 1966, с. 196—213. — *Ильина В. И.* Палинология юры Сибири. М.: Наука, 1985. 237. — *Квавадзе Э. В.* Электронно-микроскопическое исследование морфологических особенностей пыльцевых зерен *Cryptomeria japonica* D. Don., *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl., *Taxodium distichum* (L.) Rich. — В кн.: Проблемы современной палинологии. Новосибирск: Наука, 1984, с. 76—78. — *Квавадзе Э. В.* Результаты изучения тонких структур поверхностных оболочек современных представителей пыльцы семейства *Taxodiaceae.* — Тез. докл. V ВПК «Палинологические таксоны в биостратиграфии». Саратов, 1985, с. 98—99. — *Квавадзе Э. В.* Электронно-микроскопическое исследование скульптуры поверхностной оболочки пыльцевых зерен *Sciadopitys verticillata* Sieb. et Zucc. — Сообщ. АН ГССР, 1986, т. 121, № 2, с. 421—424. — *Куприянова Л. А.* Структура пыльцы гнетума — сходство или родство? — Природа, 1983, № 12, с. 70—71. — *Мейер Н. Р.* Основные направления эволюции пыльцевых зерен голосеменных. — В кн.: Материалы V Московского совещ. по филогении растений. М.: Наука, 1976, с. 117—119. — *Мейер Н. Р.* Сравнительно-морфологические исследования развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1977. 48 с. — *Орел Л. И., Куприянова Л. А., Голубева Е. А.* Ультраструктура ацетолизоустойчивых оболочек тапетальных клеток и пыльцевых зерен *Gnetum africanum* (*Gnetaceae*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 6, с. 750—754. — *Петросьянц М. А.* Морфология пыльцы хвойных. — В кн.: Ископаемые споры и пыльца европейской части СССР и Средней Азии. М.: Недра, 1967, с. 109—175. — *Сурова Т. Д., Гумбатов З. И.* Ультраструктура оболочки пыльцевых зерен кавказских представителей *Taxus baccata* (*Taxaceae*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 7, с. 886—888. — *Тахтаджян А. Л.* Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые. — В кн.: Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986, с. 135—142. — *Шатилова И. И., Рамишвили И. Ш., Мчедлишвили Н. Ш.* Пыльца рода *Sciadopitys* Sieb. et Zucc. в плиоценовых отложениях Западной Грузии. — В кн.: Проблемы современной палинологии. Новосибирск: Наука, 1984, с. 78—80. — *Ярославцев Г. Д., Захаренко Г. С.* Морфогенез генеративных органов у секвойи, секвойядендрона и метасеквойи. — Бюл. Гос. Никитского бот. сада, 1977, вып. 3, № 34, с. 21—24. — *Blackmore S.* Pollen features and plant systematics. — In: Heywood V. H., Moore D. M. (eds.). Current concepts in plant taxonomy. The systematic Assoc. spec. vol., N 25. London: Acad. Press, 1984, p. 135—154. — *Doyle J. A., Van Campo M., Lugardon B.* Observations on exine structure of *Eucommiidites* and lower cretaceous angiosperm pollen. — Pollen et Spores, 1975, vol. 17, N 3, p. 429—484. — *Erdtman G.* An introduction to pollen analysis. Waltham, Mas., USA, 1943. 239 p. — *Gullvåg B.* The fine structure of some gymnosperm pollen walls. — Grana Palynolog., 1966, vol. 6, N 3, p. 433—475. — *Hayata B.* The *Sciadopityaceae* represented by *Sciadopitys verticillata* Sieb. et Zucc. — Jap. Bot. Mag., 1931, vol. 45, p. 567—569. — *Heslop-Harrison J.* An interpretation of the hidrodynamics of pollen. — Amer. J. Bot., 1979a, vol. 66, p. 737—743. — *Heslop-Harrison J.* Pollen walls as adaptive systems. — An. Mo. Bot. Gard., 1979b, vol. 66, p. 813—829. — *Kedves M.* LM, TEM and SEM investigations on recent inaperturata gymnospermatophyta pollen grains. — Acta Biol. Szeged, 1985a, vol. 31, p. 129—146. — *Kedves M.* Structural modification of degraded fossil sporomorphs. — J. Micropaleontology, 1985b, vol. 31, N 2, p. 175—180. — *Krutzsch W.* Atlas der mittel und jungtertiaren dispersen Sporen- und Pollen-somre der Mikroplankton. Lfg VI, Coniferen Pollen. Jena: VEB Fischer, 1971, S. 176—191. — *Manum S.* Studies in the tertiary flora of Spitsbergen with notes on tertiary flora of Ellesmere Island, Greenland and Iceland. — Norsk Polarinst, Skrift, Oslo, 1962. — *Miller C.* Current status of Paleozoic and Mezozoic conifers. — Rev. Palaeobot. Palynol., 1982, vol. 37, N 1—2, p. 99—114. — *Pacini E., Franchi G. J.* «Harmomegathy»: a still open problem not wellknown. — Giorn Bot. Italiano, 1984, vol. 118, N 5—6, p. 277—282. — *Pocknell D.* Pollen morphology of the New Zealand species of *Dacridium* Salander, *Podocarpus* L'Heritier and *Dacrycarpus* Endlicher (*Podocarpaceae*). — New Zealand J. Bot., 1981a, vol. 19, N 1, p. 67—95. — *Pocknell D.* Pollen morphology of *Phyllocladus L. C.* et A. Rich. — New Zealand J. Bot., 1981b, vol. 19 N 1, p. 259—266. — *Reyre Y.* L'ultra-structure des pollens de Gymnospermes: un critere précieux mais une diagnose difficile. — Soc. Bot. Fr., 1975, t. 122, (Col. Palynology), s. 79—84. — *Rowley J.* Pollen wall characters with emphasis upon applicability. — Nord J. Bot., 1981, vol. 1, N 3, p. 357—380. — *Taylor T., Alvin K.* Ultrastructure and development of Mezozoic pollen: *Classopollis.* — Amer. J. Bot., 1984, vol. 71, N 4, p. 575—587. — *Ueno J.* Morphology of pollen *Metasequoia*, *Scisdopitys*, and *Taiwania.* — J. Inst. Polytech. Osaka City Univ., 1951, vol. 2, ser. D, p. 22—26. — *Ueno J.* On the fine structure of the cell walls of some gymnosperm pollen. — Biol. J. Nara Women's Univ., 1960, N 10, p. 19—25. — *Ueno J.* The fine structure of pollen surface IV. *Gymnospermae* (A). (*Araucaria*, *Cryptomeria*, *Cunninghamia*, *Ephedra*, *Sciadopitys* and *Tsuga*). — Rep. Fac. Sci. Shizuoka Univ., 1973, vol. 8, p. 101—115. — *Ueno J.* The fine structure of pollen surface V. *Gymnospermae* (B). (*Abies*, *Dacrydium*, *Hesperopeuce*, *Larix*, *Picea*, *Podocarpus*, *Taiwania*). — Rep. Fac. Sci. Shizuoka Univ., 1974, vol. 9, p. 79—97. — *Ueno J.* Recherches en palynologie-compte rendu (1937—1982). — Jap. J. Palynology, 1982, vol. 28, N 1, p. 35—43. — *Ueno J.* Illustrated palynological family tree of *Gymnospermae.* (I). — Jap J. Palynology, 1984, vol. 30, N 2, p. 43—49. — *Ueno J.* Illustrated palynological family tree of *Gymnospermae* (II). — Jap. J. Palynology, 1985, vol. 31, N 1, p. 6—33. — *Van Campo M.* Recherches sur phylogénie des Abiétinées d'aprés leurs grains de pollen. — Trav. Lab. Toulosa, 1950, t. 2, études dendrologiques, 1 sect. (Les gymnospermes.

Genéralites. Vol. 4, art. 1). — *Van Campo M.*, *Lugardon B.* Structure grenue infratectale de l'ec'exine des pollens de quelques Gymnospermes. — Pollen et Spores, 1973, vol. 15, N 2, p. 171—187. — *Wodehouse R.* Pollen grains. New York; London, 1935. 574 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова, АН СССР, Ленинград.
Институт палеобиологии АН ГССР, Тбилиси.

Получено 18 II 1987.

SUMMARY

The pollen of *Sciadopitys verticillata*, *Cunninghamia lanceolata* and *Metasequoia glyptostroboides* introduced in the Sukhumi Botanical Garden has been investigated using LM, SEM and TEM to clarify most important diagnostic characters including the type of aperture, exine structure, the degree of endexine and perine-like wall development. An adverse effect of the introduction on normal development of the *Sciadopitys verticillata* pollen is shown. The *Sciadopitys* pollen differs from that of other representatives of the *Taxodiaceae* family in most characters, while bearing resemblance with the pollen of other relatively primitive gymnosperms of distant families *Ginkgoaceae*, *Podocarpaceae* and *Gnetaceae*. It seems reasonable to consider the genus *Sciadopitys* as a separate family. The pollen wall structure of the species investigated is considered in the light of the problem of harmomegathy.

УДК 58.038 : 581(162.1+132+12):582.565.2

Л. С. Буболо, Т. В. Палеева, И. М. Кислюк

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ВЫРАЩИВАНИЯ И КРАТКОВРЕМЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРНОЙ АККЛИМАЦИИ НА УЛЬТРАСТРУКТУРУ КЛЕТОК, ФОТОСИНТЕЗ И ДЫХАНИЕ ЛИСТЬЕВ *TRADESCANTIA ALBIFLORA* (*COMMELINACEAE*)

L. S. BUBOLO, T. V. PALEYEVA, I. M. KISLYUK. THE INFLUENCE OF CULTIVATION TEMPERATURE AND BRIEF TEMPERATURE ACCLIMATION ON CELL ULTRASTRUCTURE, PHOTOSYNTHESIS AND RESPIRATION OF LEAVES IN *TRADESCANTIA ALBIFLORA* (*COMMELINACEAE*)

Исследовали ультраструктуру клеток мезофилла листьев растений, выращиваемых в течение различного времени при температуре 25/20° и 15/10° (день/ночь). Клетки листьев, образовавшихся при 15/10°, менее вакуолизированы, содержат больше митохондрий, хлоропластов, диктиосом, рибосом, более развитый эндоплазматический ретикулум, липидные капли. Хлоропласты листьев, выросших при 15/10°, имеют выросты и инвагинации, относительно слабо развитую тилакоидную систему, содержат очень крупные крахмальные зерна. Потенциальная интенсивность фотосинтеза этих листьев ниже, а интенсивность дыхания выше. Температурный оптимум фотосинтеза ниже, чем у листьев, сформировавшихся при 25/20°. Аналогичные различия в ультраструктуре клеток, интенсивности фотосинтеза и дыхания развиваются в течение нескольких суток в завершивших рост листьях в ответ на понижение (до 15/10°) или повышение (до 25/20°) температуры содержания растений.

Интенсивность фотосинтеза и дыхания и их температурная зависимость в значительной степени определяются температурой роста и даже кратковременного (часы, сутки) содержания перед измерением. Характер изменения этих показателей отражает способность растения адаптироваться к данной температуре или определенную степень повреждения.

Целью настоящей работы явилось исследование структурных и физиологических изменений, развивающихся одновременно в процессе адаптации растения к температуре среды. Растения южноамериканского тропического вида *Tradescantia albiflora* Kunth переносят значительные колебания температуры и поэтому являются удобным объектом для исследования температурной акклимации. Были изучены ультраструктура клеток мезофилла, температурная зависимость интенсивности фотосинтеза и дыхания листьев, сформировавшихся при 25/20 и 15/20° (день/ночь). Исследовано также воздействие этих температурных условий длительностью от 2 до 21 сут на указанные структурные и физиологические особенности листьев, завершивших рост. Как будет показано ниже, режим 15/10° вызывает в клетках листьев *T. albiflora* появление признаков, сходных с теми, которые развиваются у морозостойких растений при адаптации к более низкой (положительной и отрицательной) температуре.

Материал и методика

Черенки *Tradescantia albiflora* Kunth с несколькими листьями высаживали в горшки с землей и помещали в камеры с разным температурным режимом: 25/20° и 15/10° (день/ночь). Длина дня 16 ч. Освещенность от ламп ДРЛ на уровне листьев 8 клк.

Влияние температуры выращивания исследовали на листьях 4—5-го ярусов, выросших при указанных температурных режимах. При изучении влияния температуры на выросшие листья растения переставляли из одной климатической камеры в другую и через 2, 7, 14 и 21 сут проводили измерения на листьях, завершивших рост до перестановки.

Для электронно-микроскопического исследования высечки из листьев фиксировали 3 %-м раствором глутаральдегида и 2 %-м раствором четырехокиси осмия по общепринятой методике и заливали в аралдит. Морфометрический анализ проводили на клетках верхнего (субэпидермального) слоя мезофилла. Для этого делали по 25—30 снимков срединных срезов клеток каждого варианта. Подсчитывали число пластид, митохондрий, пероксисом, диксиосом, липидных капель на срезе клетки и определяли их размеры. Точечным методом определяли относительный объем структурных элементов хлоропластов и измеряли длину тилакоидов (Аветисова, Стефанов, 1979).

Потенциальную интенсивность фотосинтеза определяли на срезанных листьях радиометрическим методом по включению ^{14}C при насыщающей (1—0.3 %) концентрации CO_2 и удельной активности 18 500 кБк (Вознесенский и др., 1965). Экспозиция в атмосфере с $^{14}CO_2$ равнялась 10 мин при заданной температуре, интенсивность света от ламп ДРЛ — 60 клк. Температуру листьев контролировали с помощью микроэлектротермометра АФНИИ.

Интенсивность дыхания определяли манометрическим методом в аппарате Варбурга при разной температуре.

Результаты исследования

В листьях *Tradescantia albiflora* клетки хлоренхимы, расположенные в 3 слоя, составляют всего 20 % толщины листа, тогда как на верхнюю эпидерму приходится 55, на нижнюю — 25. Рост при 15/20° и 25/20° существенно не сказывается на толщине и поверхностной плотности листьев — оба показателя лишь незначительно (в 1.2 раза) больше у листьев, сформировавшихся при пониженной температуре. Эти листья примерно в 2 раза мельче, чем выросшие при 25/20°. Образование и рост листьев при 15/10° замедлены — новый лист на побеге появляется в среднем через каждые 9 сут, тогда как при 25/20° — через 3 сут.

Ультраструктура клеток. Клетки мезофилла листа, сформировавшегося при 25/20°, имеют структуру, типичную для клеток листьев, закончивших рост (табл. I, *1*). Их основной объем занимает центральная вакуоль. В тонком пристенном слое цитоплазмы свободно расположены хлоропласты правильной линзовидной формы (табл. I, *2*). Они имеют хорошо развитую тилакоидную систему и мелкозернистую строму, крахмальные зерна встречаются крайне редко. Граны обычно состоят из 8—16 тилакоидов, отдельные граны содержат 2—6 или до 34 тилакоидов.

Митохондрии обычно овальные, редко удлиненные, с хорошо развитыми кристами и светлым матриксом, как правило, на срезах встречаются поодиночке. Аппарат Гольджи представлен малоактивной формой, диктиосомы обычно состоят из 4—5 цистерн и выявляются редко.

Клетки мезофилла листа, выросшего при 15/10°, по сравнению с предыдущим вариантом менее вакуолизированы. В цитоплазме несколько плотнее распределены рибосомы, чаще встречаются полисомы, более развит гранулярный эндо-

плазматический ретикулум. Часто встречаются небольшие липидные капли (отсутствующие в варианте 25/20°). Хлоропласты крупные, округлые, многие неправильной формы с выростами и инвагинациями (табл. II, *1*, *2*), расположены плотно друг к другу, иногда образуют 2 слоя. Относительный объем хлоропластов в клетке составляет 47 %, что в 3 раза больше, чем в клетках «теплого» листа. Это объясняется как бо́льшим числом хлоропластов в клетках «холодного» листа, так и их бо́льшими размерами (табл. 1). Последнее связано с наличием крупных крахмальных зерен, занимающих основной объем хлоропласта. Тилакоидная система развита слабее, чем в хлоропластах листа в тепле. Общая длина мембран тилакоидов на срезе одного хлоропласта в 1.6 раза меньше (табл. 2). Граны обычно состоят из 2—6, редко из 23—26 тилакоидов. Строма плотная, мелкозернистая, содержит отдельные мелкие пластоглобулы.

Митохондрии многочисленные, их примерно в 2.5 раза больше, чем в клетках листа, выросшего при 25/20° (табл. 1). Они часто образуют скопления и располагаются не только между хлоропластами, но и между хлоропластами и плазмалеммой. Нередко встречаются удлиненные митохондрии. По развитию крист митохондрии не отличаются от «теплого» варианта, по размерам — несколько крупнее (табл. 1).

Пероксисомы встречаются реже. Аппарат Гольджи развит относительно хорошо, диктиосомы насчитывают 3—7 спрямленных цистерн.

ТАБЛИЦА 1

Влияние температуры на число и размеры органелл на срединном срезе клетки мезофилла листа *Tradescantia albiflora*

Условия содержания растений	Хлоропласты		Митохондрии		Пероксисомы	
	число на срезе	размеры, мкм	число на срезе	размеры, мкм	число на срезе	размеры, мкм
25/20° постоянно	4.9±0.21	4.53±0.13 / 1.69±0.08	4.6±0.18	0.54±0.020 / 0.37±0.010	0.7±0.19	0.86±0.03 / 0.74±0.03
25/20° +2 сут 15/10°	5.6±0.19	5.28±0.14 / 2.02±0.11	7.9±0.35	0.60±0.014 / 0.39±0.013	1.0±0.09	1.15±0.06 / 0.68±0.05
25/20° +7 сут 15/10°	6.0±0.13	6.60±0.23 / 3.33±0.16	9.5±0.43	0.69±0.017 / 0.55±0.013	0.9±0.17	1.21±0.11 / 0.71±0.11
25/20° +14 сут 15/10°	6.2±0.20	6.25±0.15 / 3.34±0.14	9.6±0.33	0.70±0.14 / 0.48±0.09	1.2±0.11	0.90±0.04 / 0.67±0.04
25/20° +21 сут 15/10°	6.1±0.11	6.97±0.26 / 3.35±0.11	12.0±0.21	0.80±0.013 / 0.53±0.010	1.8±0.13	1.18±0.30 / 0.83±0.21
15/10° постоянно	7.5±0.24	6.38±0.14 / 4.06±0.17	11.1±0.21	0.66±0.021 / 0.41±0.019	0.3±0.24	—
15/10° +2 сут 25/20°	6.2±0.13	5.86±0.14 / 2.33±0.09	9.2±0.18	0.70±0.29 / 0.39±0.014	0.6±0.21	0.71±0.040 / 0.41±0.031
15/10° +7 сут 25/20°	6.3±0.11	6.20±0.17 / 2.80±0.10	7.3±0.12	0.65±0.017 / 0.42±0.010	0.7±0.09	1.11±0.04 / 0.82±0.025
15/10° +14 сут 25/20°	6.3±0.15	6.17±0.10 / 2.64±0.11	7.2±0.16	0.63±0.017 / 0.40±0.010	1.8±0.12	0.98±0.023 / 0.77±0.025
15/10° +21 сут 25/20°	6.2±0.18	6.32±0.13 / 2.75±0.10	7.4±0.10	0.63±0.019 / 0.39±0.007	2.0±0.09	1.12±0.05 / 0.78±0.03

Примечание. В числителе — длинная ось, в знаменателе — короткая.

На ультраструктуру клеток листьев влияет также относительно кратковременное температурное воздействие. При этом меняется ультраструктура клеток взрослых, завершивших рост листьев.

Перенос растений из камеры с температурой воздуха 15/10° в камеру с температурой 25/20° приводит к уменьшению плотности цитоплазмы, исчезновению из нее липидных капель. Уже через 2 сут в клетках сокращается число пластид (табл. 1). В пластидах резко уменьшаются размеры крахмальных зерен, которые затем, однако, снова увеличиваются, но не достигают изначальной величины (табл. 2). Пластиды приобретают более правильную форму, теряют бо́льшую часть выростов и инвагинаций. Увеличивается общая длина тилакоидных мембран (табл. 2), возрастает число тилакоидов в гранах — увеличивается число гран, состоящих из 7—16 тилакоидов.

Число митохондрий в клетках выросших листьев также достоверно уменьшается уже через 2 сут после переноса в «тепло», через 7 сут их уже меньше в 1.5 раза, хотя до уровня «теплого» контроля их количество не опускается и через 3 недели (табл. 1).

Число диктиосом в клетках при 25/20° также сокращается. Среди исследованных органелл в ответ на повышение температуры увеличивается лишь число пероксисом в клетках (табл. 1).

Перенос растений из камеры с режимом 25/20° в камеру с 15/10° вызывает в клетках закончивших рост листьев сокращение размеров центральной вакуоли, уплотнение цитоплазмы, увеличение числа рибосом и полисом. Увеличивается число хлоропластов (табл. 1), вероятно, за счет деления части пластид. У хлоропластов появляются выросты и инвагинации (табл. II, *3*). Тилакоидная система редуцируется. Сокращается общая протяженность мембран (табл. 2), основное число гран состоит из 2—6 тилакоидов, почти полностью исчезают граны, содержащие свыше 20 тилакоидов. Появляются крупные крахмальные зерна (табл. 2), увеличивающие размеры пластид (табл. 1), и пластоглобулы (табл. I, *4*).

Число митохондрий в клетках под действием режима 15/10° увеличивается через 2 сут в 1.7 раза, через 21 сут — в 2.5 раза. Увеличиваются также их

ТАБЛИЦА 2

Влияние температуры на относительный объем структурных элементов и общую длину тилакоидов хлоропластов в листьях *Tradescantia albiflora*

Условия содержания растений	Относительный объем, %				Длина тилакоидов на срезе хлоропласта, мкм
	строма	граны	межгранные тилакоиды	крахмальные зерна	
25/20° постоянно	25.8±0.96	38.5±1.3	34.3±1.4	1.4±0.03	526.1±14.7
25/20° +7 сут 15/10°	14.7±0.49	14.7±0.3	16.8±0.62	53.8±1.3	—
25/20° +14 сут 15/10°	14.8±0.92	13.0±0.3	16.0±0.58	56.3±1.8	342.5±7.7
25/20° +21 сут 15/10°	15.4±1.03	14.0±0.7	14.6±1.03	56.0±2.4	329.6±17.2
15/10° постоянно	7.2±0.35	7.6±0.3	5.7±0.3	79.5±1.7	324.3±12.9
15/10° +2 сут 25/20°	25.4±1.01	31.3±0.8	26.0±0.7	17.3±0.1	—
15/10° +7 сут 25/20°	17.8±0.85	16.8±0.8	19.0±0.7	46.4±2.0	—
15/10° +14 сут 25/20°	18.9±0.85	25.0±0.7	21.1±0.8	32.0±1.9	509.1±8.0
15/10° +21 сут 25/20°	16.9±1.3	18.4±1.5	20.9±1.0	44.8±1.4	511.6±12.3

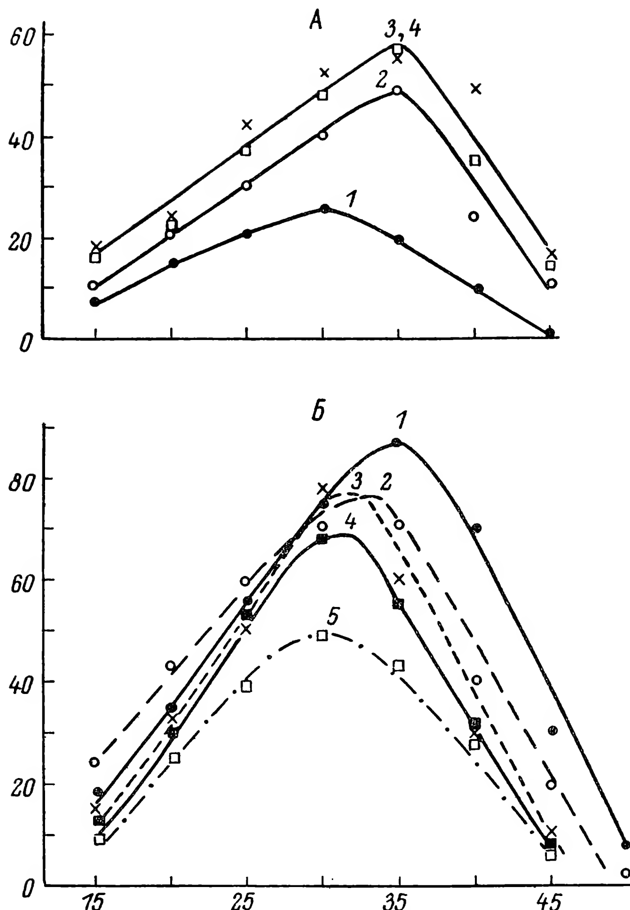


Рис. 1. Влияние на температурную зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза листьев *Tradescantia albiflora* температуры выращивания, а также повышения (*А*) и понижения (*Б*) температуры среды.

По оси абсцисс — температура 10-минутной экспозиции в атмосфере 1—0.3 % $C^{14}O_2$, °С; по оси ординат — интенсивность фотосинтеза, мг $CO_2 \cdot г^{-1}$ сух. массы$\cdot ч^{-1}$. Условия содержания растений: *А* — постоянно при 15/10° (*1*), помещены при 25/20° на 2 сут (*2*), 7 (*3*) и 21 (*4*); *Б* — постоянно при 25/20° (*1*), помещены при 15/10° на 2 сут (*2*), 7 (*3*), 14 (*4*) и 21 (*5*).

размеры (табл. 1). Появляются их скопления в цитоплазме (табл. II, *4*). Число и размеры пероксисом возрастают так же, как при повышении температуры среды.

Фотосинтез. Интенсивность фотосинтеза листьев, сформировавшихся при 15/10°, значительно ниже, чем таковая листьев, выросших при 25/20°, при расчете как на сухую массу (рис. 1, *А*, *Б*), так и на их площадь и на один хлоропласт. Температурная зависимость обоих вариантов различается в соответствии с температурой их роста. При насыщающем содержании CO_2 и освещенности 60 клк оптимальная температура фотосинтеза листьев «холодных» растений — 30, «теплых» — 35°.

Перенос растений из камеры с температурой 15/10° в камеру с 25/20° вызывает быстрый и резкий подъем интенсивности фотосинтеза. В наших опытах он был отмечен через 2 сут пребывания в «тепле». После этого интенсивность фотосинтеза увеличилась незначительно и до конца наблюдений (21 сут) не достигла уровня фотосинтеза листьев, выросших и постоянно живущих при 25/20° (рис. I, *А*).

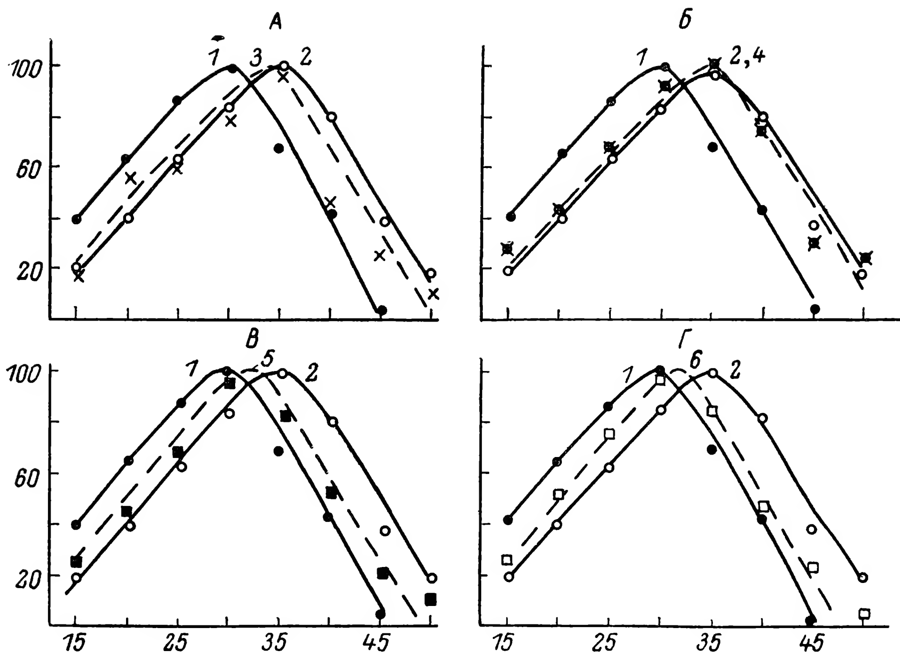


Рис. 2. Сравнение скорости изменения температурной зависимости фотосинтеза *Tradescantia albiflora* в результате повышения (*А*, *Б*) и понижения (*В*, *Г*) температуры среды.

По оси абсцисс — температура при 10-минутной экспозиции в атмосфере $C^{14}O_2$, °С; по оси ординат — интенсивность фотосинтеза, процент от максимальной. Условия содержания растений: постоянно при 15/10° (*1*), постоянно при 25/20° (*2*), выросли при 15/10° и помещены при 25/20° на 2 сут (*3*) и 7 (*4*), выросли при 25/20° и помещены при 15/10° на 7 сут (*5*) и 14 (*6*).

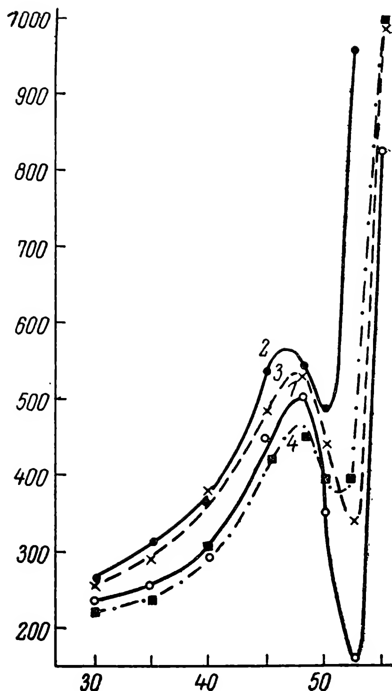
Температурная зависимость фотосинтеза, которую легче оценить при выражении его интенсивности в процентах от максимальной величины, также быстро изменяется в ответ на повышение температуры среды. Через 2 сут она близка к таковой листьев, постоянно растущих при 25/20°, а через 7 сут от нее не отличается (рис. 2, *А*, *Б*).

Изменение интенсивности и температурной зависимости фотосинтеза в ответ на снижение температуры среды от 25/20° до 15/10° происходит медленнее, чем в ответ на повышение температуры. Интенсивность фотосинтеза снижается через 2 сут примерно на 20 %, почти не меняется за срок от 2 до 14 сут и за 21 сут снижается наполовину от исходного уровня (рис. 1, *Б*), не опускаясь до величины фотосинтеза листьев, постоянно растущих при 15/10°. Температурная кривая обнаруживает сдвиг в сторону низких температур через 2 сут, но еще через 7 и 14 сут занимает промежуточное положение между исходным и «холодным» вариантами (рис. 2, *В*, *Г*). Полное совпадение с «холодным» вариантом отмечено через 21 сут после помещения растений при температуре 15/10°.

Д ы х а н и е. На рис. 3 представлена зависимость поглощения кислорода листьями от температуры при 30-минутной экспозиции. Его интенсивность возрастает при повышении температуры до 45—47.5°, уменьшается при 50°, а затем снова резко увеличивается при 52.5—55°. Такой характер температурной зависимости указывает на то, что в листьях традесканции поглощение кислорода в процессе дыхания сменяется при повышении температуры его поглощением в результате не связанного с дыханием окисления, по-видимому, веществ фенольной природы, которое развивается в глубоко и необратимо поврежденных нагревом клетках (Шаркова и др., 1985). Об интенсивности

Рис. 3. Поглощение кислорода листьями *Tradescantia albiflora* в зависимости от температуры измерения и предварительного содержания растений.

По оси абсцисс — температура при 30-минутной экспозиции, °С; по оси ординат — интенсивность поглощения O_2, мг·г$^{-1}$ сыр. массы·ч$^{-1}$. Условия содержания растений: *1* — постоянно при 25/20°; *2* — постоянно при 15/10°; *3* — 7 сут при 15/10°; *4* — 7 сут при 25/20°.



и температурной зависимости дыхания листьев при выбранной экспозиции можно судить по начальным участкам представленных на рис. 3 кривых: до 50° — о дыхании листьев, выросших при 15/10°, и до 52.5°— остальных вариантов.

Интенсивность дыхания листьев, выросших при 15/10°, выше, чем сформировавшихся при 25/20°, в среднем на 20 % при всех температурах измерения. Температурная зависимость дыхания обоих вариантов в диапазоне 30—47.5° различается очень незначительно — наблюдается небольшое снижение температуры максимальной интенсивности дыхания листьев, выросших при 15/10°. Не связанная с дыханием вспышка поглощения O_2 развивается при 52.5° у листьев, сформировавшихся при 15/10°, и при 55° — у сформировавшихся при 25/20°, что указывает на более высокую теплоустойчивость клеток последних.

У листьев, выросших при 15/10°, режим 25/20° в течение 2 сут вызывает уменьшение интенсивности дыхания ниже уровня, характерного для листьев, постоянно растущих при 25/20°. Увеличение срока воздействия 25/20° до 7 (рис. 3, *4*) и 14 сут не вызывает дальнейшего изменения интенсивности дыхания. Понижение температуры воздуха до 15/10° приводит за 2 сут к усилению дыхания листьев, сформировавшихся при 25/20°, однако — не до уровня дыхания листьев растений, постоянно находившихся при 15/10°. Пребывание при 15/10° в течение 7 (рис. 3, *3*) и 14 сут не меняет достигнутой за 2 сут интенсивности дыхания.

Как следует из данных, представленных на рис. 3, семидневное воздействие повышенной (25/20°) температуры увеличивает теплоустойчивость клеток листьев, выросших при 15/10°, о чем можно судить по снижению поглощения O_2 при 52.5°. Такое же по продолжительности воздействие пониженной температуры (15/10°) на листья, выросшие при 25/20°, не сказывается на теплоустойчивости их клеток по данному признаку.

Обсуждение результатов

Полученные результаты показывают, что многие количественные признаки структуры клеток, а также фотосинтеза и дыхания листьев зависят как от температуры, при которой они развиваются, так и от весьма кратковременных (2—21 сут) температурных воздействий на листья, уже закончившие рост.

Режим 15/10° замедляет деление клеток листьев *T. albiflora* и сокращает число делений, существенно не влияя на размеры клеток. В результате более мелкие листья, сформировавшиеся при 15/10°, состоят из меньшего числа клеток по сравнению с выросшими при 25/20°. Одновременно пониженная температура стимулирует образование органелл в клетках, особенно резко —

митохондрий, в меньшей степени — пластид, эндоплазматического ретикулума, диктиосом. Таким образом, понижение температуры не только замедляет рост клеток, но и меняет его характер. На наш взгляд, основным заслуживающим внимания фактом является изменение под влиянием температуры среды численности органелл в клетках листьев, закончивших рост. Мы отмечали значительное увеличение числа митохондрий и некоторое увеличение числа хлоропластов в клетках выросших листьев уже через 2 сут после помещения растений при 15/10°. По всей вероятности, этот режим вызывает деление митохондрий и некоторой части хлоропластов. Подъем температуры до 25/20° приводит к столь же быстрой редукции числа митохондрий и пластид в клетках, образовавшихся при 15/10°. Вопрос о механизме их исчезновения остается открытым.

По нашим данным, в ответ на изменение температуры существенным перестройкам могут подвергаться зрелые хлоропласты взрослых листьев. При понижении температуры до 15/10° сокращаются общая протяженность тилакоидов и их число в гранах и одновременно увеличиваются объем и поверхность хлоропластов за счет развития инвагинаций и выростов. Повышение температуры до 25/20° приводит к исчезновению этих образований и к дополнительному развитию фотосинтетических мембран в зрелых хлоропластах.

Особой реакцией на изменение температуры обладают пероксисомы: в клетках выросших листьев *T. albiflora* они возрастают в количестве и при повышении, и при понижении температуры. В отличие от других исследованных в настоящей работе органелл их исходное число в клетках листьев, сформировавшихся при более низкой температуре, меньше.

Многие из отмеченных количественных изменений ультраструктуры клеток имеют адаптивный характер. Увеличение числа органелл в клетках в ответ на понижение температуры среды может в той или иной степени компенсировать торможение физиологических процессов. В опытах с *T. albiflora* такая зависимость проявилась между числом митохондрий в клетках и интенсивностью дыхания листьев — оба показателя выше у растений, выращенных или выдержанных при 15/10 °, хотя разница между вариантами в числе митохондрий значительно больше, чем в интенсивности дыхания.

Особенности ультраструктуры клеток листьев *T. albiflora*, формирующихся под влиянием режима 15/10°, характерны для морозостойких растений, подвергающихся действию более низкой положительной и отрицательной температуры. Так, в меристематических и дифференцированных клетках травянистых и древесных растений умеренной зоны в процессе холодового закаливания, яровизации и стратификации происходят уменьшение степени вакуолизации, увеличение объема цитоплазмы, усиленное образование эндоплазматического ретикулума, увеличение числа или относительного объема в цитоплазме митохондрий или их крист, в ряде случаев — пластид, пластидных и цитоплазменных рибосом, диктиосом, липидных капель (Siminovitch et al., 1968, 1975; Васильев, 1971; Красавцев, Туткевич, 1970; Петровская—Баранова, 1972; Новицкая, 1974; Алексеева, 1975; Мишустина и др., 1978; Силаева, 1978; Балагурова и др., 1983; Мирославов и др., 1984; Senser, Beck, 1984; Аветисова, Кадыков, 1985; Чельцова, 1985; Наумова, Мирославов, 1986). Все эти внутриклеточные изменения отражают вызванное охлаждением усиление синтеза метаболитов, необходимых растению для перезимовки и дальнейшего развития. Предполагается, что некоторые из этих изменений непосредственно связаны с повышением морозостойкости (см.: Силаева, 1978; Siminovitch, 1981). Кроме того, повышенная насыщенность клеток мезофилла листьев цитоплазмой и органеллами наблюдается у многих растений Арктики в период вегетации, что должно способствовать поддержанию метаболизма при низкой температуре (Мирославов, Буболо, 1980; Буболо, 1984).

Преобразования, которым подвергаются хлоропласты *T. albiflora* под влиянием режима 15/10°, также очень близки к тем, которые развиваются

у значительно более холодо- и морозостойких растений под влиянием более сильного охлаждения. Так, в цитированных выше работах Е. А. Мирославова и Л. С. Буболо описываются многочисленные выросты и инвагинации, а также относительно слабое развитие тилакоидной системы в хлоропластах растений в тундрах п-ова Таймыра и о. Врангеля. Повышение температуры в экспериментальных условиях (до 28/20°) усиливало образование фотосинтетических мембран в хлоропластах арктического *Carex lugens*. Однако в отличие от того, что мы наблюдали у *T. albiflora*, в тепле увеличивалось также число хлоропластов в клетках мезофилла листьев *C. lugens* и *Arctagrostis arundinacea* (Кислюк и др., 1983).

Крупные крахмальные зерна появляются в хлоропластах коровых клеток древесных растений осенью и исчезают зимой, снабжая клетку растворимыми углеводами, играющими роль в повышении морозостойкости (Красавцев, Туткевич, 1971; Силаева, 1978). У *T. albiflora* образование огромных крахмальных зерен, занимающих до 80 % объема хлоропласта в листьях, растущих при 15/10°, свидетельствует о торможении оттока ассимилятов в данных условиях, что является непосредственной причиной низкой интенсивности фотосинтеза. При переносе в тепло зерна крахмала уменьшаются, но не исчезают, хлоропласты остаются и через 3 недели явно перегруженными ими. Вероятно, поэтому интенсивность фотосинтеза листьев, сформировавшихся при 15/10°, не поднимается до уровня, характерного для листьев, выросших при 25/20°.

Отметим, что в предыдущей работе с *T. albiflora* (Кислюк, Горбань, 1980) очень похожий температурный режим — 9—15° в течение дня и ночи — не приводил к уменьшению интенсивности фотосинтеза. Ультраструктура клеток и содержание крахмала в этой работе не рассматривались. Возможно, на результатах сказались разные условия освещения. В цитируемой работе растения выращивались при более слабой освещенности (2 клк) и на коротком (12 ч) дне.

К адаптивным реакциям на изменение температуры среды относятся сдвиги температурной зависимости интенсивности фотосинтеза. У *T. albiflora* так же, как неоднократно отмечалось у других растений, температурная кривая фотосинтеза при переносе растения в тепло перемещается в область более высоких температур быстрее, чем в область более низких при понижении температуры среды — в среднем за 7 и 21 сут соответственно. При этом температурная зависимость интенсивности фотосинтеза взрослых листьев растений, перенесенных в новый температурный режим, не отличается через указанные выше сроки от таковой листьев, выросших в этих условиях.

Таким образом, в листьях *T. albiflora* под влиянием температуры 15/10° (16 ч день при 8 клк/8 ч ночь) развиваются признаки адаптации к холоду: усиленное образование митохондрий, эндоплазматического ретикулума, хлоропластов, появление у них выростов и инвагинаций, уменьшение размеров вакуолей, стимуляция дыхания при измерении его в широком диапазоне температуры, понижение температурного оптимума фотосинтеза. Одновременно появляются признаки холодовой инактивации фотосинтетического аппарата: перегрузка хлоропластов крахмалом и падение потенциальной интенсивности фотосинтеза.

ЛИТЕРАТУРА

Аветисова Л. В., Кадыков В. А. Ультраструктура клеток апикальной меристемы побега пшеницы, развивающегося при низких положительных температурах. II. Цитоплазматические структуры. — Цитология, 1985, т. 27, № 2, с. 136—141. — *Аветисова Л. В., Стефанов С. Б.* Применение морфометрии в исследованиях биологических объектов. — Биол. науки, 1979, № 4, с. 103—109. — *Алексеева Х. А.* Влияние температуры на ультраструктуру клеток зародыша *Euonymus europaea* L. в процессе стратификации и прорастания семян. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 10, с. 1448—1456. — *Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Тихова М. А., Сулимова Г. М.* Изменение ультраструктуры клеток листьев овсяницы луговой при холодовом закаливании. — Цитология, 1983, т. 25, № 5, с. 516—521. — *Буболо Л. С.*

Сравнительный анализ ультраструктуры клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флор о. Врангеля и Ленинградской области. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 11, с. 1482—1492. — *Васильев А. Е.* Ультраструктура зимующей хлоренхимы хвойных. — Тез. Всесоюз. совещ. по вопросам адаптации растений к экстремальным условиям среды в северных районах СССР (Петрозаводск, 14—17 сентября 1971). Петрозаводск, 1971, с. 8—9. — *Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1965. 305 с. — *Кислюк И. М., Васьковский М. Д., Буболо Л. С., Палеева Т. В.* Влияние температуры на строение листьев и фотосинтез *Carex lugens* (*Cyperaceae*) и *Arctagrostis arundinacea* (*Poaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 67, № 10, с. 1325—1332. — *Кислюк И. М., Горбань И. С.* Влияние температуры выращивания на температурную зависимость фотосинтеза и теплоустойчивость некоторых функций листьев *Tradescantia albiflora*. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 10, с. 1383—1391. — *Красавцев О. А., Туткевич Г. И.* Электронно-микроскопическое исследование замерзания и вымерзания древесных растений. — Физиология растений, 1970, т. 17, № 2, с. 385—393. — *Красавцев О. А., Туткевич Г. И.* Ультраструктура клеток коровой паренхимы древесных растений в связи с их морозостойкостью. — Физиология растений, 1971, т. 18, № 3, с. 601—607. — *Мирославов Е. А., Буболо Л. С.* Ультраструктура клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флоры Крайнего Севера. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 11, с. 1523—1530. — *Мирославов Е. А., Кислюк И. М., Шухтина Г. Г.* Ультраструктура клеток, дыхание и фотосинтез листьев озимой пшеницы, выращенной в контролируемых условиях при разной температуре. — Цитология, 1984, т. 26, № 6, с. 672—677. — *Мишустина П. С., Колегова Л. Е., Петрова О. В., Колоша О. И.* Изменения ультраструктуры клеток озимой пшеницы в связи с зимостойкостью. — Тез. докл. IV Всесоюз. симп. «Электронная микроскопия в ботанических исследованиях». Рига, 1978, с. 177—180. — *Наумова Л. В., Мирославов Е. А.* Сезонные изменения ультраструктуры клеток феллодермы *Phellodendron amurense* (*Rutaceae*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 2, с. 200—206. — *Новицкая Ю. Е.* Физиологическая роль эндоплазматического ретикулума и гиалоплазмы клеток мезофилла хвойных растений. — В кн.: Материалы III Всесоюз. симп. по применению электронной микроскопии в ботанических исследованиях. Петрозаводск, 1974, с. 78—83. — *Петровская-Баранова Т. П.* Реакция эндоплазматической сети на охлаждение. — Физиология растений, 1972, т. 19, № 2, с. 367—371. — *Силаева А. М.* Структура хлоропластов и факторы среды. Киев: Наук. думка, 1978. 202 с. — *Чельцова Л. П.* Изменение содержания митохондрий в тканях пшеницы в условиях пониженной температуры. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1985, № 1, с. 81—89. — *Шаркова В. Е., Семихатова О. А., Васильев А. Е.* Роль фенольных соединений в газообмене листьев при повреждающей клетки высокой температуре. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 5, с. 588—597. — *Senser M., Beck E.* Correlation of chloroplast ultrastructure and membrane lipid composition to the different degrees of frost resistance achieved in leaves of spinach, ivy and spruce. — J. Plant Physiol., 1984, vol. 117, N 1, p. 41—55. — *Siminovitch D.* Common and disparate elements in the processes of adaptation of herbaceous and woody plants to freezing, a perspective. — Cryobiology, 1981, vol. 18, p. 166—185. — *Siminovitch D., Rheaume B., Pomeroy K., Lepage M.* Phospholipid, protein and nucleic acid increases in protoplasm and membrane structure associated with development of extreme freezing resistance in black locust tree cells. — Cryobiology, 1968, vol. 5, p. 202—225. — *Siminovitch D., Singh J., Roche I. A.* Studies on membranes in plant cells resistant to extreme freezing. I. Augmemtation of phospholipids and membrane substance without changes in unsaturation of fatty acids during hardening of black locust bark. — Cryobiology, 1975, vol. 12, p. 144—153.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Институт цитологии АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 III 1987.

SUMMARY

Ultrastructure of mesophyll cells in leaves of plants cultivated for different time at temperature 25/20° and 15/10° (day/night) has been studied. Leaf cells formed at 15/10° are less vacuolated, contain more mitochondria, chloroplasts, dictyosomes, ribosomes and lipid droplets, their endoplasmic reticulum is more developed. Chloroplasts of leaves, grown at 15/10° have protrusions and invaginations, their thylakoid system is relatively weakly developed and they contain very large starch grains. Potential intensity of photosynthesis of such leaves is lower and respiration intensity is higher. They are also characterized by the lower optimum temperature of photosynthesis. Similar differences in cell ultrastructure, intensity of photosynthesis and respiration become apparent in fully expanded leaves within some days if the temperature was reduced to 15/10° or increased up to 25/20°.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.998

Н. М. Федорончук, В. Д. Савицкий

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ И ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ К СИСТЕМАТИКЕ ПОДТРИБЫ *ANTHEMIDINAE* (*ASTERACEAE*)

N. M. FEDORONCHUK, V. D. SAVITSKY. TAXONOMICAL AND PALYNOMORPHOLOGICAL NOTES ON SYSTEMATICS OF THE *ANTHEMIDINAE* (*ASTERACEAE*) SUBTRIBE

Исследована морфология пыльцы представителей 12 родов подтрибы *Anthemidinae*. Установлено, что для всех изученных видов характерны трехбороздно-поровые пыльцевые зерна с шиповатой скульптурой экзины. Имеющиеся различия в структуре спородермы носят количественный характер и не могут характеризовать таксоны на родовом уровне, так как все их варианты можно встретить в пределах одного рода *Achillea* s. l. Дифференциация родов в подтрибе *Anthemidinae* шла в основном на макроморфологическом уровне. Отсутствие существенных различий в палиноморфоструктуре таксонов на уровне родов свидетельствует о целостности подтрибы.

Таксономия

Подтриба *Anthemidinae* O. Hoffm. — одна из трудных в родовой систематике сем. *Asteraceae*. Сложность систематики данной группы родов заключается прежде всего в нечеткости родовых границ.

Для подтрибы *Anthemidinae* характерно значительное разнообразие систематических признаков, используемых при разграничении родов. Основными диагностическими признаками являются признаки строения цветков, морфологические особенности семянок, паппуса, цветоложа, обертки в сочетании с внешним обликом растений. Однако, несмотря на широкий спектр диагностических признаков, систематическое положение некоторых родов еще не выяснено. Это относится прежде всего к таким полиморфным родам, как *Anthemis* L. и *Achillea* L.

По данным Ан. А. Федорова (1961), род *Anthemis* включает около 150 видов. Это однолетние или многолетние травы, иногда полукустарнички с многоцветковыми корзинками, с развитыми краевыми язычковыми пестичными цветками и трубчатыми цветками диска или же только с обоеполыми цветками диска. Листья от цельных надрезанно-зубчатых до дважды- или триждыперисторассеченных. Распространены виды рода *Anthemis* преимущественно в Южной Европе, на Кавказе, в Малой и Передней Азии, что свидетельствует о древнесредиземноморском происхождении рода.

К роду *Anthemis* близок по некоторым признакам полиморфный род *Achillea*. Ареал последнего ограничен в основном умеренной зоной Старого Света. К настоящему времени описано около 150 видов рода *Achillea*. Сюда входят исключительно многолетние травы, иногда с одревесневающим основанием стебля, с цельными, перисто-лопастными или перисто-рассеченными пластинками листьев. Корзинки мелкие, многоцветковые, преимущественно собранные

в щитковидные соцветия. Краевые женские цветки языковые, срединные — обоеполые, трубчатые. Измельчение корзинок, компенсирующееся возрастанием их числа, приводит к образованию более специализированного щитковидного соцветия — одна из характерных тенденций морфологического развития рода. По этой особенности род занимает несколько обособленное положение среди остальных родов подтрибы.

Для рода *Achillea* по сравнению с родом *Anthemis* характерны большее морфологическое разнообразие и более широкая амплитуда адаптации к внешним условиям. Отличается он и по жизненным формам (исключительно многолетние виды). Общим для обоих родов является наличие гетерогамных корзинок с язычковыми краевыми цветками с их тенденцией к гомогамии. Сближает их также сходство в окраске цветков, прежде всего язычковых. Это сходство еще более ощутимо, если понимать род *Achillea* широко, включая в него и виды рода *Ptarmica* Mill. с характерными белыми язычковыми цветками. В литературе до сих пор нет единого мнения о ранге рода *Ptarmica*. Кроме большого габитуального сходства с видами тысячелистника (многочисленные мелкие корзинки, собранные в щитковидные соцветия, наличие многолетних видов), между этими родами существуют и различия в окраске язычковых краевых цветков корзинки, в форме и строении листьев, а также в отсутствии полиплоидных рядов в роде *Ptarmica* (Андрощук, 1984). Имеются и некоторые различия в морфологии семянок.

К роду *Achillea* близко примыкает род *Santolina*. Некоторые авторы этот род рассматривают на уровне секции рода *Achillea*. Их сближает такой общий признак, как многочисленные корзинки, которые, однако, в роде *Santolina* собраны не в щиток, как в роде *Achillea*, а расположены на облиственных ветвях стебля. Имеются и более существенные различия между родами. Прежде всего это наличие у *Santolina* гомогамных корзинок и отсутствие краевых язычковых цветков. К данному роду относятся многолетние травы и полукустарнички с прямостоячими или восходящими стеблями, обильно покрытыми голыми либо более или менее волосистыми листьями. В настоящее время описано около 30 видов рода *Santolina*, которые распространены преимущественно в странах Южной Европы и Северной Африки.

Таким образом, из краткого морфологического обзора вышеперечисленных родов видно, что границы между данными таксонами подтрибы *Anthemidinae* нечетки и расплывчаты. Наличие многочисленных переходных форм свидетельствует о том, что нет четкой морфологической дифференциации между данными таксонами. В связи с этим было целесообразно исследовать данные таксоны в палиноморфологическом отношении. Кроме четырех вышеупомянутых родов (*Anthemis*, *Achillea*, *Ptarmica*, *Santolina*), морфология пыльцевых зерен изучена также у представителей ряда других родов подтрибы *Anthemidinae* (*Oedera* L., *Athanasia* L., *Diotis* Desf., *Cladanthus* Cass., *Anacyclus* L., *Eriocephalus* L., *Lasiospermum* Lag., *Lonas* Adans). В общей сложности было исследовано 12 родов из 16, входящих в состав подтрибы *Anthemidinae*.

Род *Oedera* включает 4 вида, которые произрастают в Капской обл. Это кустарники, густо покрытые супротивными или собранными по 3 в мутовки кожистыми, сидячими листьями. Корзинки собраны в клубочки, обернутые многорядной листовидной оберткой. Семянки линейные, с 4—5 гранями.

Для видов рода *Athanasia* характерны мелкие гомогамные корзинки и семянки с 5 толстыми ребрами. У семянок отдельных видов еще заметны остатки узких крыльев. Сюда входят кустарники и полукустарнички, густо покрытые мелкими цельнокрайными или перисто-рассеченными листьями. Род включает около 40 видов, распространенных в Южной Америке.

Род *Diotis* представлен одним видом — *D. candidissima* Desf. (=*Otanthus maritima* Hoffmg. et Link). Это травянистое беловойлочно-опушенное растение с гомогамными корзинками и цельнокрайными листьями. Произрастает

на побережьях стран Средиземного моря и Атлантического океана (от Англии до Канарских островов).

Монотипный род *Cladanthus* — *C. arabicus* (L.) Cass. имеет гетерогенные корзинки, собранные на верхушке многоветвистых ветвей, однажды-дважды-перисторассеченные листья с сильным запахом. Приурочен к Испании и Марокко.

Для видов рода *Anacyclus* характерны крупные многоцветковые корзинки с краевыми пестичными язычковыми цветками и обоеполыми трубчатыми цветками диска. Семянки имеют своеобразные широкие прозрачные крылья, заканчивающиеся наверху ушками. В состав рода входят около 12 видов, произрастающих в Средиземноморской области.

Юго-западноафриканский род *Eriocephalus* представлен 19 видами. Это травы с сильноветвистыми стеблями, с мелкими гетерогамными корзинками и преимущественно очередными, цельными, очень редко перисто-рассеченными листьями.

Олиготипный род *Lasiospermum* включает 3 вида, которые произрастают в Южной Африке. Травянистые растения с мелкими или средними по размерам корзинками, размещенными поодиночно на удлиненных ветвях. Краевые цветки язычковые, фиолетовоокрашенные, неодинаковые по длине. Плоды длинные, ребристые, покрытые длинными волосками.

Морфологически хорошо обособленный род *Lonas* представлен одним видом — *L. inodora* (L.) Gaerth. Однолетник с мелкими плотными гомогамными корзинками и толстыми зубчатыми листьями. Произрастает в Юго-Западном Средиземноморье.

Материал и методика

Материал для исследований был получен из гербарных коллекций Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (KW), Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), частично из палинотеки БИНа. При изучении пыльцевых зерен на световом микроскопе применяли ацетолизную обработку материала по G. Erdtman (1943), для сканирующего микроскопа их обрабатывали спиртом и напыляли золотом в вакуумном напылителе.

Результаты палинологического изучения видов родов *Achillea* и *Ptarmica* были опубликованы одним из авторов настоящей статьи (Савицкий, 1984). При обсуждении результатов исследования мы используем эти данные.

Результаты исследования

Пыльцевые зерна исследованных нами видов подтрибы *Anthemidinae* трехбороздно-поровые, сфероидальные, с широковеретеновидными, слабопогруженными порами. Экзина толстая, с шиповатой скульптурой, с двумя столбиковыми слоями. Столбики нижнего слоя в верхней части разветвленные (в основании шипов), верхнего — более короткие, простые.

Ниже приводим более детальное описание строения спородермы пыльцевых зерен представителей подтрибы *Anthemidinae*.

Anthemis carpatica Waldst. et Kit. ex Willd. (табл. I, *1—3*). Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, сфероидальные, в очертании с полюса и экватора округлые, 30 (26—34) мкм в диам. Борозды широковеретеновидные, слабопогруженные, концы борозд суженные, мембраны борозд почти гладкие; поры округлые, 5—6 мкм в диам., контуры пор четкие. Экзина с шиповатой скульптурой, толстая, 5—8 мкм (с шипами); шипы длинные, 3—4 мкм, в основании конические. Покров ровный, 0.4 мкм толщ., столбиковый слой неравномерно утолщенный; эндэкзина 0.2 мкм, интина 1.2 мкм толщ.; текстура крупнопятнистая.

Исследованные образцы: Закарпатская обл., 1948, Брадис (KW).

A. ruthenica Bieb. Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, сфероидальные, в очертании с полюса и экватора округлые, 32 (30—35) мкм в диам. Борозды слабо очерчены; экзина с шиповатой скульптурой, 3—5 мкм (с шипами), шипы до 2 мкм выс., при основании ширококонические, с оттянутозаостренными верхушками. Покров тонкий, поверхность покрова бугорчатая; столбиковый слой неравномерно утолщенный, столбики нижнего слоя короткие, редко расставленные, вверху разветвленные, столбики верхнего слоя простые; текстура сетчатая.

Исследованные образцы: Крымская обл., 1959, Бантова (препарат спsystemотеки БИНа, № 9330—3810).

A. tinctoria L. Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, сфероидальные, в очертании с полюса слаботрехлопастные, с экватора округлые, широкоэллиптические; полярная ось 35 (30—37) мкм. Борозды веретеновидные, очертания борозд нечеткие. Поры округлые или слабо вытянутые, 4.0 мкм в диам.; экзина толстая, с шиповатой скульптурой, 5—7 мкм (с шипами), на мезокольпиумах утолщается, шипы в основании конические, с заостренными верхушками. Покров 0.8 мкм толщ., ровный, перфорированный, поверхность покрова между шипами крупнобугорчатая; столбики нижнего слоя толстые, в верхней части расширяются; эндэкзина толстая, прерывистая; интина 1.0 мкм, равномерно утолщенная; текстура сетчатая.

Исследованные образцы: Винницкая обл., 1932, Гринь (KW).

Santolina viridis Willd. (табл. II, *5*). Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, сфероидальные, элипсоидальные, в очертании с полюса слаботрехлопастные, с экватора округлые, широкоэллиптические, 31 (28—36) мкм в диам. Борозды короткие, узкие, мембрана борозд гладкая. Поры слабо очерчены; экзина толстая, с шиповатой скульптурой, 7—8 мкм (с шипами), шипы длинные, 3.0 мкм, узкоконические в основании, оттянутозаостренные, расстояние между верхушками соседних шипов 6.5—7.0 мкм; на мезокольпиумах экзина слабо утолщается. Покров ровный, 1.0 мкм толщ., поверхность покрова между шипами волнистая, на поверхности шипов видны 5—6 крупных пор; столбиковый слой на мезокольпиумах утолщается, столбики нижнего слоя толстые, ровные, в верхней части несколько расширенные; эндэкзина тонкая, прерывистая, интина 1.2 мкм, на апокольпиумах более утолщенная; текстура сетчатая.

Исследованные образцы: Никитский ботанический сад, 1976, Крицкая (KW).

S. canescens Lag. Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, сфероидальные, в очертании с полюса и экватора округлые, 36 (31—41) мкм в диам. Борозды щелевидные; экзина шиповатая, шипы 1.5—2.0 мкм выс.

Исследованные образцы: Испания, 1837, Boissier (гербарий Турчанинова, KW).

Примечание. Поверхность пыльцевых зерен резко отличается от таковой предыдущего вида наличием в покрове крупных отверстий неправильной формы. Подобное строение поверхности пыльцевых зерен отмечено ранее для *Achillea santolina* L.

Oedera prolifera L. Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, сфероидальные, в очертании с полюса и экватора округлые, 38 (35—43) мкм в диам. Борозды глубоко погруженные, длинные. Поры округлые, мембрана пор гладкая; экзина толстая, с шиповатой скульптурой, 7.0 мкм (с шипами); шипы в основании ширококонические, на верхушке суженные, острые, густо расставленные. Поверхность покрова и шипов неровная, волнистая; сэкзина более толстая, чем нэкзина.

Исследованные образцы: Африка, коллектор неизвестен (KW).

Athanasia acerosa D. Dietr. Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, сфероидальные, в очертании с полюса слаботрехлопастные, с экватора — от округлых до эллиптических, 31 (29—34) мкм в диам. Борозды узковеретеновидные, очер-

тания борозд нечеткие, поверхность мембран борозд почти гладкая; поры округлые. Экзина очень толстая, шиповатая, 7—10 мкм (с шипами), шипы длинные, 3—4 мкм, в основании конические, расстояние между верхушками соседних шипов 7—9 мкм. Покров 0.8 мкм толщ., столбики нижнего слоя размещены редко; скульптура между шипами мелкобугорчатая, текстура сетчатая.

Исследованные образцы: Африка, 1893, Schlechter (LE).

Diotis candidissima Desf. (табл. III, *5*). Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, сфероидальные, в очертании с полюса слаботрехлопастные, с экватора округлые, 25 (23—27) мкм в диам. Борозды длинные, щелевидные, контуры борозд нечеткие. Поры округлые, 2.5—3.0 мкм в диам.; экзина с шиповатой скульптурой, 5—6 мкм (с шипами), шипы 2.5—3.0 мкм выс., в основании ширококонические, мелкопористые, на верхушке заостренные, расстояние между верхушками соседних шипов 5.5—6.5 мкм. Покров волнистый, до 1 мкм толщ., поверхность покрова между шипами мелкоморщинисто-бугристая; эндэкзина тонкая, интина неравномерно утолщенная.

Исследованные образцы: Азия, кол. неизвестен (LE).

Cladanthus arabicus (L.) Cass. (табл. II, *1—4*). Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, от широкоэлипсоидальных до сфероидальных, в очертании с полюса трехлопастные, с экватора широкоэллиптические, округлые, 25 (23—28) мкм в диам. Борозды широкие, с заостренными концами и гладкими мембранами. Поры округлые, 2.5—3.0 мкм в диам. Экзина с шиповатой скульптурой, шипы 2.0—2.5 мкм выс., в основании ширококонические, мелкоперфорированные, на верхушке заостренные, расстояние между верхушками соседних шипов 4.5—5.5 мкм. Покров волнистый, поверхность покрова между шипами мелкобугорчато-морщинистая, с перфорациями; эндэкзина тонкая, прерывистая.

Исследованные образцы: Andolusia, 1890, Willkomm (LE).

Anacyclus clavatus (Desf.) Pers. (табл. III, *1*, *2*, *4*). Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, сфероидальные, в очертании с полюса почти округлые, с экватора округлые, 24 (22—28) мкм в диам. Борозды длинные, узкие, контуры борозд нечеткие. Поры округлые, 2.5—3.5 мкм в диам.; экзина с шиповатой скульптурой, шипы 2.5—3.5 мкм, в основании рассеянно-пористые, ширококонические, на верхушке заостренные. Эндэкзина тонкая, интина неравномерно утолщенная; поверхность покрова между шипами сглаженно-мелкобугорчатая, почти гладкая.

Исследованные образцы: Алжир, 1968, Бочанцев (LE).

Eriocephalus scariosus DC. (табл. III, *3*). Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, сфероидальные, в очертании с полюса трехлопастные, с экватора округлые, 27 (18—22) мкм в диам. Борозды широкие, с четкими контурами и гладкими мембранами. Поры округлые; экзина с шиповатой скульптурой, шипы 1.8—2.2 мкм выс., в основании ширококонические, с редкими микроперфорациями, расстояние между верхушками соседних шипов 2.0—2.4 мкм; покров волнистый, до 1 мкм толщ., поверхность покрова между шипами мелкобугорчатая; эндэкзина тонкая, прерывистая, интина неравномерно утолщенная.

Исследованные образцы: Africa, Bushmauland, 1898, Schlechter (LE).

Lasiospermum brachyglossum DC. (табл. II, *6*). Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, сфероидальные, в очертании с полюса округло-трехлопастные, с экватора округлые, 20.5—24.0 мкм в диам. Борозды широкие, очертания борозд нечеткие, поверхность мембран борозд гладкая. Поры округлые, 5.0 мкм в диам.; экзина с шиповатой скульптурой, равномерно утолщенная, 7—8 мкм (с шипами); шипы 2.5—2.7 мкм, ширококонические, со слабо притупленными верхушками, расстояние между верхушками соседних шипов 6.7—7.2 мкм. Экзина тонкая, прерывистая, поверхность покрова между шипами сглаженно-мелкобугорчатая; интина неравномерно утолщенная.

Исследованные образцы: Africa, 1896, Rimer (LE).

Lonas inodora (L.) Gaertn. (табл. I, *4—6*). Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, широкоэллипсоидальные или шаровидные, в очертании с полюса округлые, с экватора широко эллиптические или округлые, 28.0—29.0 мкм в диам. Борозды узкие, короткие, щелевидные; поры округло-эллиптические. Экзина с шиповатой скульптурой, равномерно утолщенная, 5—6 мкм (с шипами), шипы 2.1—2.4 мкм, в основании ширококонические, с немногочисленными перфорациями, расстояние между верхушками соседних шипов 5.3—6.0 мкм. Покров слабоволнистый, поверхность покрова между шипами сглаженно-мелкоморщинистая; экзина тонкая, интина неравномерно утолщенная.

Исследованные образцы: Palermo, 1901, Ross (LE).

Обсуждение результатов

У всех представителей изученных родов пыльцевые зерна имеют сложные апертуры и принадлежат к одному апертурному типу — трехбороздно-поровому. В литературе имеются указания о том, что пыльцевые зерна некоторых видов исследованных нами родов, в частности *Achillea*, *Anthemis*, трехбороздно-оровые (Куприянова, Алешина, 1972; Чигуряева, Терешкова, 1983). Однако на материалах наших исследований оры не были выявлены и апертуры представлены бороздами, в центре каждой из которых находится пора, контуры которой обычно не выходят за пределы ширины борозды (табл. II, *1*; табл. III, *1*). Борозды, как правило, неглубоко погруженные, узкие, веретеновидные. Исключение составляют пыльцевые зерна *Oedera prolifera*, *Cladanthus arabicus*, *Eriocefalus scariosus*, у которых борозды несколько шире, с четкими контурами и более глубоко погруженные. Самые короткие щелевидные борозды отмечены у пыльцевых зерен *Lonas inodora*.

Общими для всех родов являются также средние размеры пыльцевых зерен, их сфероидальная форма и шиповатая скульптура экзины. Более крупные пыльцевые зерна отмечены у *Oedera prolifera* (35—43 мкм), *Anthemis tinctoria* (30—37) и *Santolina canescens* (31—41). Шипы длинные, 2—3 (3—5) мкм, от конических до ширококонических в основании, на верхушке суженные. Скульптура поверхности шипов крупнобугорчатая или гранулярная и мало чем отличается от остальной части покрова пыльцевых зерен. У большинства видов шипы в нижней части (у основания) усеяны мелкими перфорациями. Такие же перфорации характерны и для остальной части поверхности спородермы (между шипами). Особенно крупные отверстия неправильной формы отмечены у пыльцевых зерен *Santolina canescens* и *Achillea santolina*. Перфорированность поверхности пыльцевых зерен, в том числе и шипов, — характерная особенность всех исследованных нами таксонов. R. Wodehouse (1926, 1935; цит. по: Skvarla et al., 1977) отметил, что перфорированность оболочки пыльцевых зерен является важной морфологической характеристикой трибы *Anthemideae*.

Шиповатый тип скульптуры спородермы не является специфической особенностью изученных родов подтрибы *Anthemidinae*. Этот признак довольно широко распространен среди других родов и триб семейства астровых (Stix, 1960; Куприянова, Алешина, 1972; Аскерова, 1973, 1982; Tomb et al., 1974; Skvarla et al., 1977; Clark et al., 1980; Blackmore, 1982; Bolick, 1983). Наличие своеобразных надэкзинных выростов на поверхности пыльцевых зерен в виде длинных шипов способствует переносу пыльцы насекомыми-опылителями. В этом плане изученные роды представляют собой довольно специализированную группу.

Экзина пыльцевых зерен исследованных видов толстая, с двумя столбиковыми слоями. Нижний слой образован палочковидными столбиками, которые в верхней части нередко расширяются и разветвляются; столбики верхнего слоя более короткие, простые.

Из всех изученных родов наиболее выделяется *Oedera* (*O. prolifera*), который отличается более крупными размерами пыльцевых зерен с тесно расположенными шипами. Для морфологически обособленного *Lonas inodora* характерны пыльцевые зерна с короткими щелевидными бороздами.

В общем морфологическом плане пыльцевые зерна исследованных представителей подтрибы *Anthemidinae* показывают довольно высокую степень сходства. Несмотря на то что исследованию были подвергнуты представители родов как близких между собой, так и более отдаленных, морфологически хорошо обособленных, существенных качественных различий по палиноструктурам между ними не выявлено. Имеющиеся отдельные особенности в строении спородермы некоторых таксонов (размеры пыльцевых зерен, число и длина шипов, их форма в основании и др.) носят количественный характер и не могут быть родовыми, так как почти все их варианты можно встретить в пределах одного рода *Achillea* s. l. (Савицкий, 1984). Специальное исследование, посвященное строению стенки экзины и шипов некоторых представителей трибы *Anthemidae*, проведенное А. А. Чигуряевой и Т. В. Терешковой (1983), позволило им выделить в пределах трибы 4 палиноморфологических типа. Однако эти палинотипы основаны на количественных признаках, варьирование которых весьма значительно, что затрудняет их использование в целях систематики.

Внешняя морфологическая близость родов *Anthemis*, *Achillea*, *Ptarmica* и *Santolina* подтверждается также палиноморфологическими данными. Отсутствие существенных палиноморфологических различий между родами, морфологически хорошо обособленными (*Oedera*, *Athanasia*, *Diotis*, *Cladanthus*, *Lonas* и др.), говорит о том, что родовая дифференциация подтрибы *Anthemidinae* в большей степени затронула внешнюю морфологическую сферу, и в меньшей — палиноморфологическую. Константность палиноморфологических структур может свидетельствовать также о молодом возрасте данной группы родов.

Единство этой группы подтверждается также кариологическими данными (Wagenitz, 1976). Все это дает основание считать подтрибу *Anthemidinae* естественной в систематическом плане и, возможно, монофилетичной по происхождению.

ЛИТЕРАТУРА

Андрощук А. Ф Кариологическое и цитогенетическое исследование рода тысячелистник. — В кн.: Тысячелистники. Киев: Наук. думка, 1984, с. 89—158. — *Аскерова Р. К.* Палинология трибы *Cichorieae* (*Compositae*). — В кн.: Морфология пыльцы и спор современных растений. Л.: Наука, 1973, с. 33—37. — *Аскерова Р. К.* Строение пыльцевых зерен подсемейства *Cichorioideae* (*Asteraceae*). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 10, с. 1341—1350. — *Куприянова Л. А.*, *Алешина Л. А.* Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1972. 170 с. — *Савицкий В. Д.* Палиноморфологическое исследование рода *Achillea* L. — В кн.: Тысячелистники. Киев: Наук. думка, 1984, с. 11—19. — *Федоров Ан. А.* Пупавка — *Anthemis* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 26. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 9—66. — *Чигуряева А. А.*, *Терешкова Т. В.* Палинология трибы *Anthemidae* Cass. (*Asteraceae* Dum.). — Укр. бот. журн., 1983, т. 10, № 3, с. 39—43. — *Blackmore S.* The apertures of *Lactuceae* (*Compositae*). — Pollen et Spores, 1982, vol. 24, N 3—4, p. 453—461. — *Bolick M. R.* Exine structure of *Trichospira verticillata* (L.) Blake (*Compositae*) and its implications for the tribal position of the genus. — Amer. J. Bot., 1983, vol. 70, N 3, p. 463—465. — *Clark W. D.*, *Brown G. K.*, *Mayers R. A.* Pollen morphology of *Haplopappus* and related genera (*Compositae-Asteraceae*). — Amer. J. Bot., 1980, vol. 67, N 9, p. 1391—1393. — *Erdtman G.* An introduction to pollen analysis. Waltham, Mas., 1943. 240 p. — *Skvarla J. J.*, *Turner B. L.*, *Patel V. C.*, *Tomb A. S.* Pollen morphology in the *Compositae* and in morphological related families. — In: The biology and chemistry of the *Compositae*. Vol. 1. 1977, p. 141—200. — *Stix E.* Pollenmorphologische Untersuchungen an Compositen. — Grana Palynologica, 1960, vol. 2, N 2, p. 41—114. — *Tomb A. S.*, *Larson D. A.*, *Skvarla J. J.* Pollen morphology and detailed structure of family *Compositae*, tribe *Cichorieae*. 1. Subtribe *Stephanomeriinae*. — Amer. J. Bot., 1974, vol. 61, N 5, p. 486—498. — *Wagenitz G.* Systematics and phylogeny of the *Compositae* (*Asteraceae*). — Plant Syst. and Evol., 1976, vol. 125, N 1, p. 29—46.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 29 III 1985

УДК 561.581.33(571.63)   Бот. журн., т. 73, № 1

Н. Б. Верховская

РОЛЬ ДАЛЬНЕГО ВЕТРОВОГО ЗАНОСА ПЫЛЬЦЫ И СПОР В ФОРМИРОВАНИИ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫХ СПЕКТРОВ

N. B. VERKHOVSKAYA. THE ROLE OF THE LONG-DISTANT WIND DRIFT OF POLLEN AND SPORES IN THE FORMATION OF SPORE-POLLEN SPECTRA

Изучены споры и пыльца, занесенные пыльными бурями в Приморье из районов пустыни Гоби. Оценивается значение подобных явлений при формировании спорово-пыльцевых спектров в пределах различных природных зон.

В апреле 1984 г. во Владивостоке выпал необычный желто-серый снег. Причиной тому было высокое содержание в нем минеральных частиц. Территория Приморского, Хабаровского краев и тем более северные районы в это время года в основном еще покрыты снегом. Естественно, возникло предположение, что пыль в таком обилии могла быть принесена только из достаточно удаленных бесснежных районов, а вместе с ней непременно и пыльца растений той территории. Не дожидаясь, когда в метеосводках будет дано объяснение этому природному явлению, мы решили попытаться определить местоположение пронесшихся недавно пыльных бурь с помощью спорово-пыльцевого анализа. Для этого слой «грязного» снега, толщина которого составляла 2—2.5 см, был собран с площади 5 м^2 и растоплен. Из полученных 3.5 л воды осело около 120 г влажного осадка. Он представлял собой желто-серый, насыщенный мелкими растительными остатками алеврит. Выделение из него спор и пыльцы проводили по методике В. П. Гричука (Гричук, Заклинская, 1948) с последующей ацетолизной обработкой (Палеопалинология, 1966). В результате было получено значительное количество пыльцы, сравнимое с выделяемым обычно из почвенной пробы аналогичного объема. Кроме того, в концентрате в обилии присутствовали споры и гифы грибов. В спорово-пыльцевом спектре господствующей оказалась пыльца трав (96.9 %); пыльца деревьев и кустарников, а также споры (помимо грибных) представлены единичными экземплярами. Наиболее многочисленны зерна маревых (37.2), полыни (31.8) и злаков (12.6 %). Пыльца прочего разнотравья и мелких кустарничков отмечена единично, она принадлежит эфедре, луку, гречихе, щавелю, горцу, василистнику и ближе не определимым представителям семейств осоковых, лилейных, портулаковых, лютиковых, крестоцветных, розоцветных, зонтичных и сложноцветных. Древесные породы представлены пыльцой сосны, пихты, ивы, ольхи, ольховника, березы, ильма, дуба и липы. В пробе обнаружены споры *Lycopodium*, *Selaginella*, *Polypodium*, *Dryopteris*.

Такое обилие пыльцы маревых и полыни при крайне малом содержании пыльцы древесных пород характерно для современных спорово-пыльцевых спектров пустынь и полупустынь (Гричук, Заклинская, 1948; Мальгина, 1959). В спектрах степных районов обычно доминирует пыльца разнотравья и злаков, а в случае близости к этим районам лесов, особенно хвойных, весьма существенную роль играет пыльца деревьев (Гричук, Заклинская, 1948; Гричук и др., 1973; Волкова, 1976). Следовательно, пыль могла быть принесена только из пустыни. Этот вывод соответствовал сообщениям по радио о мощных пыльных бурях, пронесшихся над пустыней Гоби незадолго до описанного снегопада.

Вопросу дальности ветрового разноса пыльцы посвящено немало работ (Тихомиров, 1950; Куприянова, 1951; Федорова, 1952; 1959а; Федорова, Вронский, 1980, и др.). Основное внимание в них уделялось древесным породам, поскольку нахождение их пыльцы в спектрах за пределами ареала этих пород может создавать неправильное представление не только о реконструированной флоре,

но и о типе растительности. Изучение закономерностей рассеивания воздушным путем пыльцы трав (кипрея, валерианы, злаков и маревых) показало, что основная ее масса оседает в непосредственной близости от мест произрастания этих трав (Федорова, 1956; 1959б; Моносзон, 1959). К иному выводу пришли Г. Г. Карташова и Е. С. Трошкина (1973), изучавшие споры и пыльцу из фирна некоторых ледников Кавказа. По их данным, пыльца полыни и маревых играет заметную роль в спектрах, хотя эти растения не являются доминантами в соответствующих группировках близлежащих растительных поясов, что свидетельствует о высокой пыльцевой продуктивности полыней и маревых и хорошей летучести их пыльцы. К сожалению, указанные авторы не выясняли, откуда и с какого расстояния мог происходить массовый занос пыльцы трав. Имеются данные о переносе воздушными течениями пыльцы трав наравне с древесной пыльцой за сотни миль от берега (Hirst, Stedman, 1967). Однако никем не отмечалось существенного влияния заносной недревесной пыльцы на формирование спорово-пыльцевых спектров.

В субфоссильных спектрах различных районов Приморского края содержание пыльцы трав и кустарничков исключительно мало (Голубева, Караулова, 1983). Даже на Приханкайской равнине, где широко развита лесостепная и степная растительность, количество недревесной пыльцы в спектрах редко превышает 20 % из-за массового привноса пыльцы деревьев с окружающих гор (Алёшинская, Шумова, 1978; Голубева, Караулова, 1983). Известно, что даже при самом тщательном отборе рецентных проб в них попадает осадок или слой почвы, накопившийся не за один год. Тем не менее дальнезаносная пыльца трав в приморских спектрах не фиксируется. Казалось бы, можно предположить, что массовый занос пыльцы, чуждой лесной зоне, который нам довелось наблюдать, осуществляется только ураганными ветрами, а это явление повторяется чрезвычайно редко. Однако простой расчет показывает, что даже при ежегодном привносе подобного количества пыльцы трав в районы Приморья из степей и пустынь, серьезного искажения формирующиеся здесь спектры не претерпевают. По нашим подсчетам, общее количество пыльцы, выпавшей вместе со снегом на площадь 5 м^2, составляет около 2.5 млн зерен, т. е. на 1 см^2 поверхности — в среднем 50 шт. По данным Р. В. Федоровой (1959а), в березовом лесу в период цветения берез на площадь 1 см^2 за сутки выпадает от 30 до 37 тыс., а в непосредственной близости от леса (1—4 км) — от 3 до 17 тыс. пыльцевых зерен. Очевидно, что за весь период цветения выпадает в несколько раз большее количество пыльцы. Несмотря на то что в Приморье развиты преимущественно хвойно-широколиственные леса, приведенные материалы вполне можно использовать в качестве сравнительных. Известно, что пыльцевая продуктивность берез близка ряду широколиственных пород или несколько выше, но уступает продуктивности сосны и ольхи (Гричук, Заклинская, 1948; Федорова, Вронский, 1980). Следовательно, даже не имея данных по количеству пыльцы и спор, выпадающих на единицу площади за период цветения в районах Приморского края, можно с уверенностью говорить, что оно как минимум на 4 порядка выше числа занесенных зерен. При таком соотношении не может идти речь об искажении количественных характеристик спектров. Что же касается качественного состава, то даже при попадании заносной пыльцы в препарат, чуждые местной флоре элементы вряд ли могут распознаваться, поскольку определения по пыльце проводятся обычно до рода, а травянистых растений чаще до семейства.

Однако отрицать важную роль дальнего ветрового переноса пыльцы в формировании спорово-пыльцевых спектров было бы несправедливо. Так, в пустынях Средней Азии в период цветения за сутки на площадь 1 см^2 выпадает всего от 1.4 до 200 пыльцевых зерен (Мальгина, 1959). Вполне естественно, что при такой концентрации даже единичная пыльца древесных пород, занесенная за несколько сотен километров, непременно фиксируется в спектрах. В воздушных пробах ее содержание достигает 50 %, а в почвенных — от 1 до 25 % общего

числа подсчитанных пыльцы и спор (Мальгина, 1959). Большую роль играет заносная пыльца деревьев (главным образом сосны) в спектрах степной зоны (Гричук и др., 1973; Волкова, 1976). В высокоширотных районах Арктики, а также на восточном побережье Чукотки в современных спорово-пыльцевых спектрах часто встречается чуждая тундровой зоне пыльца древесных пород (Куприянова, 1951; Давидович, 1978; Кац, Федорова, 1983). В то же время в спектрах Центральной и Юго-Западной Чукотки она не обнаруживается (Верховская, 1986). Если в арктической пустыне, как и в среднеазиатской, относительно высокая частота встречаемости заносной пыльцы связана с сильно разреженным растительным покровом и малым количеством местной пыльцы, то на восточном побережье Чукотки она обусловлена обилием заносной пыльцы, связанным с близостью ареалов древесных пород американского континента. Еще больше близость лесной зоны отражается в рецентных спектрах сибирского севера и Большеземельской тундры, где содержание древесной пыльцы достигает 20 % (Смирнова, 1971; Волкова, 1976).

Таким образом, несмотря на постоянное присутствие в спорово-пыльцевых спектрах дальнезаносной пыльцы, возможность ее выявления в значительной степени зависит: 1) от общей пыльцевой продуктивности местной растительности (чем больше продуктивность, тем меньше относительное участие заносных компонентов в спектрах и вероятность их обнаружения); 2) от уровня развития аналитической базы и квалификации аналитика (чем больше таксонов удается определить по пыльце и спорам до вида, тем больше вероятность установления чужеродных элементов).

Исходя из анализа имеющихся данных по пыльцевой продуктивности деревьев, кустарников и трав можно предположить, что по общей пыльцевой продуктивности природные зоны располагаются в порядке убывания в такой ряд: лес—тундра—степь—пустыня. Помимо высокой пыльцевой продуктивности, для многих древесных пород характерна хорошая летучесть пыльцы. Очевидно, несмотря на то что из каждого растительного пояса и зоны происходит вынос пыльцы и спор в соседние и даже значительно удаленные, наиболее ярко проявляется в спорово-пыльцевых спектрах «наступление» лесной зоны на безлесные. Немаловажную роль, по-видимому, играет и тот факт, что распознавание пыльцы деревьев, как правило, не вызывает затруднений; т. е. размеры лесной зоны, реконструируемые по палинологическим данным, всегда несколько преувеличены.

ЛИТЕРАТУРА

Алёшинская З. В., Шумова Г. И. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры Приханкайской равнины. — В кн.: Палинологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 77—82. — *Верховская Н. Б.* Плейстоцен Чукотки. Палиностратиграфия и основные палеогеографические события. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 112 с. — *Волкова В. С.* Стратиграфия и история развития растительности Западной Сибири в позднем кайнозое. М.: Наука, 1976. 220 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 325). — *Голубева Л. В., Караулова Л. П.* Растительность и климатостратиграфия плейстоцена и голоцена юга Дальнего Востока СССР. М.: Наука, 1983. 144 с. — *Гричук В. П., Заклинская Е. Д.* Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М.: ОГИЗ, 1948. 224 с. — *Гричук М. П., Караевская И. А., Карташова Г. Г.* и др. Состав пыльцы и спор в различных современных осадках восточной Сибири и Дальнего Востока. — В кн.: Методические вопросы палинологии. М.: Наука, 1973, с. 77—81. — *Давидович Т. Д.* Современные спорово-пыльцевые спектры восточного и южного побережья Чукотского полуострова. — В кн.: Палинологические исследования на северо-востоке СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 74—81 — *Карташова Г. Г., Трошкина Е. С.* Результаты палинологического изучения ледников Кавказа. — В кн.: Методические вопросы палинологии. М.: Наука, 1973, с. 101—105. — *Кац Н. Я., Федорова Р. В.* О возможности использования спорово-пыльцевого анализа при проведении исследований в высокоширотных районах Арктики. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1983, т. 88, вып. 2, с. 63—70. — *Куприянова Л. А.* Исследование пыльцы и спор с поверхности почвы из высокоширотных районов Арктики. — Бот. журн., 1951, т. 36, № 3, с. 258—269. — *Мальгина Е. А.* К вопросу о формировании спорово-пыльцевых спектров в условиях пустынь Средней Азии. — В кн.: Материалы по геоморфологии и палеогеографии СССР. Работы по спорово-пыльцевому анализу. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 113—

138. (Тр. Ин-та географии, вып. 77). — *Моносзон М. Х.* Рассеивание воздушным путем пыльцы маревых. — Там же, с. 157—165. — *Палеопалинология.* Т. 1. Л.: Недра, 1966. 351 с. — *Смирнова Т. И.* Современные спорово-пыльцевые спектры восточной части Большеземельской тундры. — В кн.: Спорово-пыльцевой анализ при геоморфологических исследованиях. М.: Изд-во МГУ, 1971, с. 57—64. — *Тихомиров Б. А.* Данные о заносе пыльцы древесных пород к северу от лесной границы. — ДАН СССР, 1950, т. 71, № 4, с. 753—755. — *Федорова Р. В.* Количественные закономерности распространения пыльцы древесных пород воздушным путем. — В кн.: Материалы по геоморфологии и палеогеографии СССР. Работы по спорово-пыльцевому анализу. М.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 91—103. (Тр. Ин-та географии, вып. 52). — *Федорова Р. В.* Рассеивание воздушным путем пыльцы некоторых травянистых растений. — Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1956, № 1, с. 104—109.—*Федорова Р. В.* Распространение пыльцы берез воздушным путем. — В кн.: Материалы по геоморфологии и палеогеографии СССР. Работы по спорово-пыльцевому анализу. М.: Изд-во АН СССР, 1959а, с. 139—144. (Тр. Ин-та географии, вып. 77). — *Федорова Р. В.* Распространение пыльцы злаков воздушным путем. — Там же, 1959б, с. 145—156. — *Федорова Р. В., Вронский В. А.* О закономерностях рассеивания пыльцы и спор в воздухе (для целей палеогеографических реконструкций). — Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода, 1980, № 50, с. 153—165. — *Hirst J. M., Stedman O. J.* Long-distance spore transport: vertical sections of spore clouds over the sea. — J. Gen. Microbiol. 1967, vol. 48, p. 357—377.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 21 XI 1986.

УДК (—13)(211.7)

Бот. журн., т. 73, № 1

Ю. П. Кожевников

О ЮЖНЫХ ТУНДРАХ

YU. P. KOZHEVNIKOV. ON THE SOUTHERN TUNDRAS

Показаны некоторые принципиальные особенности строения южных тундр на Таймыре, Чукотке и в европейском Приуралье, включающие элементы общности зональности и провинциальные различия. Сопоставлены динамические аспекты южных тундр в разных секторах Субарктики.

В этой статье мы не стремимся дать обзор существующих представлений о характере южных (кустарниковых) тундр, а затронем лишь те аспекты, которые выявились при сопоставлении южных тундр в разных секторах Субарктики в ходе собственных исследований, обратив внимание на противоречивые сведения в литературе.

Южные тундры являются подзоной тундровой зоны, находящейся в контакте с зоной лесотундры, от которой не всегда четко отграничены. Их второе название — кустарниковые — отражает наиболее характерную физиономическую особенность, которая почти всегда затрудняет проведение северной границы подзоны южных тундр, поскольку значение кустарников при движении к северу убывает постепенно и их массивы встречаются на территориях, бесспорно относимых к подзоне типичных тундр. Южные границы подзоны южных тундр в разных секторах Субарктики обычно более четки, но они определяются, скорее, как северная граница лесотундры по наличию крупных деревьев вне пойм. Древесная растительность в поймах весьма обычна в подзоне южных тундр европейского Приуралья (лески из *Salix dasyclados* 4—6 м выс.) и Чукотки (чозенники до 12 м выс.), но совсем нехарактерна для Таймыра.

Южная граница подзоны южных (кустарниковых) тундр или, что то же самое, северная граница лесотундры на правобережье Пясины определена полвека назад. Еще А. А. Дедов (1933) показал ее так, как это делают и теперь. М. Н. Аврамчик (1937 : 54) писал, что ее «следует проводить от устья притока

р. Дудыпты (в верховье), р. Ведейки до устья рек Костыхтах и Угорной (в низовье), а дальше по левобережью р. Дудыпты, отдаляясь от нее к устью р. Черной, притоку р. Пясины». Н. Н. Урванцев (1978, 1981) еще в 1922 г. отметил границу редколесий у р. Черной (70°30′ с. ш.). За полстолетие эта граница не сдвинулась, и при всей ее условности она весьма четкая. Наше мнение, что граница между лесотундрой и южными тундрами на Пясине проходит между р. Черной и местечком Турдагино (10 км ниже по р. Пясине), сложилось непосредственно в поле, еще до знакомства с работами ранних авторов. Во всех обобщающих сводках эту границу проводят, следуя Аврамчику, хотя на мелкомасштабных картах со всевозможными искажениями гидросети подчас трудно сопоставить представления современных авторов с ситуацией в природе.

Сравнительно недавнее образование зональных границ и их флуктуация в течение последних столетий объясняют существование в пределах одной зоны островных фрагментов соседней зоны. В подзоне южных тундр имеются островки лесной или лесотундровой растительности, а в зоне лесотундр встречаются участки характерной тундры. Это наблюдается во всех секторах Субарктики.

Подзону южных тундр отличает от лесотундры то, что в ней выходят к реке обширные участки типичных тундр, тогда как в лесотундре участки типичных тундр располагаются в удалении от реки. При этом в лесотундре на Таймыре на таких участках обнаруживаются низкие лиственницы и разрозненные кусты ольховника, в Анадырском крае к ним добавляются одиночные деревья березы и кусты кедрового стланика, в европейском Приуралье — ели и березы. Лишь близ северной границы участки типичных тундр у реки (например, близ устья р. Черной вдоль Пясины) почти лишены кустарников, а редкая *Betula nana* имеет жизненную форму кустарничка. Тем явственнее видно, что обширные ровные пространства высокой террасы существенно различаются по режиму среды с увалами, на которых развиты ольшаники и растет низкорослая лиственница. Хотя от вершин увалов идет очень незначительный уклон, который характеризует скорее скаты, чем склоны, этого оказывается достаточно для различий растительности, свойственной разным подзонам — типичных и кустарниковых тундр.

Сложнее обстоит дело с проведением северной границы южных тундр. Ю. И. Чернов и Н. В. Матвеева (1979) провели ее через р. Пясину в районе о. Песцового. По нашим наблюдениям, в этом районе на левобережье от реки идет плавный подъем. На скатах с наиболее возвышенных частей рельефа довольно много ольховника, причем он не смешан здесь с *Salix lanata*, которая растет по бровкам долинок и в нижней части скатов, где образует ивняки до 30 см выс. Лишь близ реки высота ивняков достигает 0.5—0.6 м. Массивы ольховника не встречаются на водоразделе, даже на аналогичных скатах, хотя в приречном ландшафте их роль превосходит роль ивняков. Однако основная площадь в районе занята тундрами, в которых можно выделить несколько десятков наименований растительности, состоящей преимущественно из одних и тех же элементов, но в разных сочетаниях. Мы отнесли эту территорию к подзоне типичных тундр, а северную границу подзоны кустарниковых (южных) тундр провели южнее (около 20 км) устья р. Агапы. Уже здесь на высоких террасах и увалах встречаются лишь редкие кустарники. Ольховник отсутствует в некоторых пунктах, но затем появляется снова, что связано с экспозицией скатов увалов. Одним из критериев северной границы кустарниковых тундр можно считать исчезновение ольховника на приречных склонах. Тем не менее условность этой границы очевидна. Снижение роли кустарников в ландшафтах вдоль Пясины происходит очень постепенно и к тому же в зависимости от характера ландшафта (экспозиции склонов, рассеченности рельефа, наличия мощных излучин реки и т. д.). Для понимания связи растительного покрова с другими компонентами ландшафта очень важно картирование растительности (хотя бы схематическое), что позволяет определить не только тенденции ее раз-

вития при сопоставлении с другими районами, но и высчитать площади, занятые разными структурами растительности, а отсюда более обоснованно судить о зональных рубежах.

Структура пясинских южных тундр существенно зависит от рельефа. Так, например, в местечке Турдагино на водоразделе существует моренно-озерный ландшафт, от реки идет плавный подъем с кустарниковыми зарослями, среди которых имеются группы лиственниц до 3 м выс. Общая площадь, занятая кустарниками, составляет 30—40 % суши, т. е. не считая многочисленных озер. По мнению Аврамчика (1937), к подзоне кустарниковых тундр следует относить территории, покрытые кустарниками на площади около 25 %. Обилие моренных холмов очень снижает заболоченность ландшафта.

В районе пос. Кресты ландшафт иной. Здесь нет моренных холмов, от р. Пясина идет крутой склон высокой (10—11 м) террасы, поверхность которой ровная, как стол, на огромном пространстве. Она осложнена лишь бугорковатым нанорельефом и покрыта ивково-ерниково-моховой тундрой (Salix pulchra+ Betula nana — Musci). В ней довольно много сухих осоково-пушицевых пятен и лишь близ увалов в нескольких километрах от реки появляются болота и озерки с заболоченными краями, иногда вокруг разрушенных гидролакколитов, густо покрытых ерником. На некоторых участках увеличивается роль *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, так что такие участки могут быть названы ивково-ерниково-осоково-моховыми. В описании растительности Н. В. Матвеевой и Л. Л. Заноха (Южные тундры Таймыра, 1986) такие тундры не указаны, но, судя по характеристикам, даваемым ими, эти тундры могут быть рассматриваемы в качестве комбинации осоково-кустарничково-ерниково-моховой мелкобугорковатой тундры. Сейчас нам важно отметить, что подобные тундры, во-первых, относятся к категории типичных тундр, во-вторых, они по-настоящему плакорные, в-третьих, их площадь в радиусе 5 км от пос. Кресты наибольшая. Если бы названные авторы соотнесли площади различных тундр на указанной ими территории, то они, вероятно, должны были сделать заключение о принадлежности этой территории к подзоне типичных тундр. Можно, во всяком случае, отметить, что эта территория (радиусом 5 км вокруг Крестов) не является репрезентативной для пясинских южных тундр; так, почти на таком расстоянии от поселка начинаются увалы. Те же авторы отмечают, что «зональные пространства на самых плоских частях относительно низких увалов заняты своеобразными сообществами — переходными по структуре и составу между ерниково-осоково-моховыми пятнистыми и ерниково-кустарничково-мохово-пушицевыми кочкарными» (с. 26). Авторы затрудняются отнести эти сообщества к какой-либо классификационной единице и полагают, что они являются элементом динамического ряда при переходе от кочкарных тундр к пятнистым.

Разумеется, любой вариант тундр можно рассматривать как переходный в определенных интервалах времени. Но если иметь в виду относительность переходного состояния сравнительно с другими вариантами тундр, то находящиеся на плоских увалах кочкарно-пятнистые тундры с ерником, кустарничками, осоками и моховым ковром не являются переходными в большей степени, чем другие тундры. Одни пятна в них зарастают, другие появляются, и тундра сохраняет свой облик пока не произойдет изменение климата. Другими словами, это настоящая топоклимаксная растительность южных тундр. Поэтому она имеется не только в припясинских южных тундрах, но и в приуральских, колымских, анадырских и чукотских южных тундрах. В подзоне типичных тундр ее замещает точно такая же тундра, но без ерника.

Согласно дальнейшим сопоставлениям Матвеевой и Заноха (Южные тундры Таймыра, 1986), аналогом ерниково-осоково-моховых пятнистых тундр в подзоне южных (кустарниковых) тундр Таймыра являются дриадово-осоково-моховые пятнистые тундры в подзоне типичных тундр, т. е. ерник уступает доминирование дриаде. Соответственно аналогом осоково-кустарничково-ерни-

ково-моховых мелкобугорковатых являются кустарничково-кустарниково-осоково-моховые. Последнее можно понимать как увеличение роли кустарников в подзоне типичных тундр, но едва ли авторы имели в виду именно это, тем более что они отмечают в районе Крестов ивово-ерниково-осоково-моховые пятнистые тундры, называя этот тип единственным, «где *Salix lanata* входит в состав доминантов зональных сообществ на плакорах», и «в подзоне типичных тундр такого уже никогда не наблюдается» (цит. соч.: 25).

Замещение в доминировании типичных тундр Тареи ерника дриадой представляет, очевидно, региональную особенность, так как в других секторах тундровой зоны ерник продолжает доминировать и в типичных тундрах, переходя из ортотропной формы роста в плагиотропную, или уступает доминирование субарктическим кустарничкам.

На европейском Северо-Востоке была сделана попытка разделить южные тундры на полосы с ортотропным и плагиотропным ростом ерника (Грибова, 1977; Растительность. . ., 1980). Нужно, однако, уточнить, что такое деление, вполне правомерное в географическом аспекте, в сущности является топологическим. В южных районах имеются обе формы роста ерника, причем ортотропная занимает более прогреваемые местообитания, а плагиотропная — мало прогреваемые и мало укрываемые снегом зимой, например, в районе Воркуты. В северных районах остается только плагиотропная форма, занимающая в основном аналоги местообитаний, в которых в более южных районах обычна ортотропная форма. Ерниковые тундры широко распространены и в подзоне типичных тундр близ Пясины, например в районе Кунгудаяра, но это около 150 км южнее Тареи. Таким образом, подзона типичных тундр на Западном Таймыре подразделяется на полосы с доминантной ролью ерника и без таковой. Преобладание дриадовых и кассиопейных тундр характеризует высокоарктический тип растительного покрова, как например в восточной части гор Бырранга (Кожевников, 1985б).

Доминантная роль субарктических кустарничков в припясинских тундрах существенно снижается сразу севернее подзоны кустарниковых тундр. Багульник в некоторых пунктах (в «Южных тундрах Таймыра» отнесенных к подзоне южных тундр) нами вовсе не найден или очень редок, сравнительно редки также голубика и брусника. Морошка и княженика не выходят к северу из подзоны кустарниковых тундр. Примечательно и то, что за пределами этой подзоны мы не обнаружили целый ряд арктоальпийцев: *Thalictrum alpinum*, *Cardamine bellidifolia*, *Carex glacialis*, *Draba alpina*, *Potentilla gelida*, *Pedicularis hirsuta*, *Senecio tundricola* и др. Есть также виды, более характерные для подзоны типичных тундр, но вдоль Пясины не выходящие в нее из южных тундр или едва выходящие: *Carex rotundata*, *Juncus triglumis*, *Luzula wahlenbergii*.

Восточнотаймырские южные тундры отличаются от западнотаймырских развитием полигональных поверхностей, которые начинаются еще в лесотундре, где редколесья располагаются на валиках, разграничивающих полигоны. Последние заболочены или даже обводнены. С вертолета особенно хорошо видно, что полигоны в лесотундре и в южных тундрах, где валики покрыты кустарниками, имеют одну и ту же природу, несмотря на зональные различия растительного покрова. В южных тундрах бассейна Пясины подобные полигоны отсутствуют, что обусловлено иными рельефом и гипсометрией, а в конечном счете иной историей ландшафтов. В период последнего оледенения на месте нынешних южных тундр на Пясине была перигляциальная обстановка, а на востоке Таймыра существовал крупный ингрессионный залив. Он покрывал бóльшую часть р. Большая Болахня и всю р. Хатангу (Антропоген Таймыра, 1982). В. Д. Александрова (1977) показала, что западно- и восточнотаймырские южные тундры относятся к разным провинциям.

Северовосточноевропейские южные тундры, как и таймырские, расположены в условиях равнинно-увалистого ледникового рельефа приблизительно на та-

кой же высоте над уровнем моря. Но в таймырских южных тундрах вершины увалов обычно заняты кустарниковой растительностью, а в северовосточноевропейских кустарниковая растительность сосредоточена в понижениях и в нижней части скатов увалов. В направлении вершин увалов она постепенно выклинивается, сходя на нет. То же самое наблюдается на низменностях Чукотки в подзоне южных тундр, которая в этой стране достигает ширины с юга на север 500 км, имея два мощных языка: южный приморский, простирающийся от низовьев Анадыря до мыса Беринговского, и северный внутренний, протягивающийся в Амгуэмо-Куветский горный массив.

Утверждение в «Южных тундрах Таймыра» (1986), что «на севере Чукотки на равнинных территориях (подзона южных тундр. — *Ю. К.*) иногда выклинивается» (с. 202) весьма туманно. Следовательно, подзона типичных тундр там граничит непосредственно с лесотундрой? На северных низменностях Чукотки распространены, конечно, типичные тундры, иногда переходящие в высокоарктические, но подзона кустарниковых тундр охватывает горные системы южнее низменностей на севере материковой Чукотки и ее ширина значительно превосходит ширину и таймырской и европейской частей подзоны южных тундр.

По сравнению с другими секторами южных тундр пясинские тундры, таким образом, весьма своеобразны. Наиболее броским их отличием является местоположение ольшаников — на увалах (это необходимо подчеркнуть, так как увалы отличаются по режиму среды от равновысотных платообразных поднятий). В других регионах, например в низовьях Колымы или на Чукотке, ольшаники находятся в более или менее укрытых местоположениях. На Чукотке граница между кустарниковыми и типичными тундрами нами определялась также в значительной мере по поведению ольховника. В первых тундрах он образовывал массивы не только на склонах гор, но и на торфяной дернине на шлейфах, рос близ рек и в болотах. Во вторых — он оставался только на щебнистых, реже слабооторфованных склонах гор, но не спускался на шлейфы, не рос в болотах и вдоль рек. На Пясине же большинство массивов находится на торфяном субстрате, а к северу от границы южных тундр только на нем. В приуральских южных тундрах ольховник вообще отсутствует; его краевые местонахождения расположены в лесотундре, значительно южнее северного предела распространения ели и древесных березы и ивы. Поведение ольховника. как справедливо заключили Матвеева и Заноха (Южные тундры Таймыра, 1986), отчетливо демонстрирует его современную экспансию в различные типы тундр и на север на западе Таймыра. По сведениям пясинских охотников-промысловиков, ольховник растет даже на Тарее. Те же авторы подчеркивают роль ольховника в строении южных тундр, «который не только растет на плакорах, но и формирует на них густые заросли» (с. 27). Далее они сообщают, что «заросли ольховника располагаются ниже по склону холмов» (с. 28), т. е. не на самом верху, который занят ерниково-дриадово-моховыми пятнистыми тундрами. Вместе с тем растительность «средних частей пологих (особенно вогнутых) водоразделов» (с. 33) авторы относят к экотону, переходу между зональной и интразональной растительностью. В эталонном описании ольшаника авторами сказано, что кусты ольховника появляются в средней части склона в виде куртин 4—10 м^2, т. е. по их же представлениям в переходных к интразональным условиях. На наш взгляд, если склоны увалов и холмов и называть экотонами, то только подразумевая изменения среды по вертикали (т. е. любой склон в таком случае — экотон), а не вкладывая в это понимание географический смысл, так как они (склоны) являются сугубо зональной категорией ландшафта без каких-либо качеств межзональной переходности. Кроме того, заросли ольховника в южных тундрах близ Пясины (в том числе и в районе Крестов) встречаются и на вершинах увалов, где они располагаются по соседству с пятнистыми тундрами. Невысокие лиственницы растут и среди кустарниковых зарослей, и в пят-

нистой тундре, где имеются также стланиковые формы лиственницы. Все это, можно сказать, унаследовано (по типу формирования) от лесотундры, в которой лиственничные редколесья, как бы погруженные в мощные кустарниковые заросли, располагаются именно на увалах, очевидно, вследствие лучшего дренажа. Среди зарослей обнаруживаются участки с крупными выплесками плывуна. На таких участках деревья и кустарники сильно разрежены. В самих же зарослях очень обычны ямки и канавки, свидетельствующие о криогенных процессах под зарослями, но наличие огромного количества корней видоизменяет их по сравнению с проявлением на более-менее открытых местах. Регулярность криогенных процессов на открытых местах увалов препятствует их зарастанию кустарниками и деревьями, но не способно устранить это зарастание. При этом заметно, что и ольховники, и ивы, и лиственницы начинают заселять открытые места вместе, т. е. редколесье формируется одновременно с кустарниковыми зарослями, а не является более поздним, образующимся под защитой кустарников, как считают Матвеева и Заноха (с. 27). Поэтому и на северном пределе распространения лиственница растет как среди кустарников, так и на открытых местах. В последнем случае наблюдается как древесная, так и стланиковая форма, иногда в одних условиях рядом. Это говорит о том, что различия лиственницы по жизненной форме обусловлены не прямым влиянием среды, а генетически. Самое крайнее к северу местонахождение лиственницы — в 15 км севернее Крестов. Близ северного предела высота деревьев не превышает 3 м. По спилу такого дерева установлен его возраст — 30 лет, из чего следует, что миграция лиственницы к северу от р. Черной началась после 1950 г., т. е. когда закончилось потепление. Однако, видимо, она началась раньше, так как имеется указание на наличие стланиковых форм лиственницы в низовьях Дудыпты в 30-х годах (Виноградова, 1937). Согласно А. Н. Виноградовой, стланики имели стволики 4—6 см толщ., следовательно, их рост начался на пороге нашего столетия. Мы убеждены тем не менее, что деревьев старше 30 лет в низовьях Дудыпты в настоящее время нет. Можно было бы сделать предположение о гибели ранних поселенцев здесь, но сухостоя мы не встречали. Выяснение этой неувязки способствовало бы более четкому представлению о предыдущем этапе развития растительного покрова южных тундр. Судя по сведениям того же автора, развитие кустарников было на Пясине значительно слабее — «На р. Пясине от устья Дудыпты до самой Пуры — почти полное отсутствие кустарниковых зарослей по берегам и островам реки» (с. 17). «Севернее Дудыпты по р. Пясине ольха не встречалась вообще» (с. 23). Тем не менее Виноградова считала, что «район р. Пясины, прилегающий к устью Дудыпты и несколько севернее ее, возможно, до нижнего течения р. Янгоды (Ингоды. — *Ю. К.*), должен быть отнесен к кустарниковой подзоне» (с. 17). В настоящее время севернее устья Дудыпты массивы кустарников, в том числе ольховника, распространены еще далеко, хотя после устья Агапы их роль в ландшафтах сильно падает. Однако массивы ольховника, хорошо видимые с реки, имеются против мыса Крутого, т. е. в 225 км от Крестов на север.

Таким образом, вдоль Пясины лиственница выходит из зоны лесотундры в подзону южных тундр на 35 км, а ольховник — из подзоны южных тундр в подзону типичных тундр порядка 200 км. На Чукотке из зоны лесотундры выходит в южные тундры кедровый стланик на 10—20 км, тополь — на 150—200, чозения — на 200—350, древесная береза — на 350 (на пределе — куст), а из южных тундр в типичные — тот же ольховник на 20—40 км. В европейском Приуралье можно условно принять, что в южные тундры выходят из лесотундры ель и береза на 10 км, поскольку краевой форпост деревьев приходится на кустарниковые заросли. Но этот форпост можно также принимать за окраину лесотундровой зоны. В таком случае *Betula pubescens* все же выходит в южные тундры, достигая Воркуты, но в виде куста. Из лесотундры выходят вдоль рек древовидные ивы.

Исходя из состояния краевых популяций «выходцев» из смежной зоны, их ценотических связей и сопутствующих явлений, можно получить сведения о тенденциях зональных рубежей. На Чукотке краевые популяции ольховника находятся в состоянии деградации; ценотически связанный с ними *Lycopodium annotinum* subsp. *pungens* кое-где встречается без сопровождения ольховника (Кожевников, 1973), свидетельствуя о недавнем исчезновении последнего (сам этот плаун на западе Чукотского п-ова имеет границу крупной дизъюнкции, но как мелкое растение способен удерживаться при уничтожающем давлении среды дольше, чем куст). Имеется много других свидетельств того, что северная граница южных тундр на Чукотке находится в регрессивном состоянии, т. е. современное ее положение достигнуто при отступлении на юг. При этом в некоторых районах, например, верхней половине р. Амгуэмы, она отступила значительно больше, чем в других районах. Специальный анализ (Кожевников, 1984) привел к заключению, что отступление границы началось не ранее 2000 лет назад и продолжается поныне. Южная граница южных тундр Чукотки, по-видимому, была более стабильна в течение последних тысячелетий, но сведения о ней очень недостаточны. Можно четко обосновать, что анадырская лесотундра сформировалась на месте северной тайги, т. е. при отступании полярной границы последней (так как фактически отступила только древесная растительность, а кустарниковая, болотная и др. сохранились), но это необязательно связано с отступлением южной границы южных тундр.

Явно регрессивный характер имеет северная граница южных тундр на европейском Северо-Востоке, поскольку к северу от нее имеется очень много бореальных реликтов (см.: Ребристая, 1977). В пределах самой подзоны встречаются даже амфибии, как известно, отсутствующие во всей тундровой зоне. Травяные лягушки (Rana temporaria L.) встречаются в районе Воркуты и в более южных районах подзоны южных тундр. Там же обычны бореальные виды птиц (рябинники, вьюрки и др.), а также многочисленные виды растений (*Anthryscus sylvestris*, *Heracleum sibiricum*, *Angelica decurrens*, *Lamium album*, *Geranium albiflorum*, *Cardamine macrophylla*, *Veronica longifolia*, *Aconitum septentrionale*, *Delphinium elatum*, *Vicia cracca*, *Achillea millefolium* и др.). Если в отношении птиц трудно сказать, реликты они или результат современной экспансии, то в отношении лягушек и растений мы можем быть уверены, что это реликты, скорее всего, периода голоценового оптимума. Подтверждением этого может служить весьма ограниченная роль арктоальпийских видов в современных южных тундрах, которые оказались в неблагоприятных для себя условиях в период оптимума, когда на север хлынула мощная волна бореалов.

Сопоставляя состояние древесной растительности близ ее северной границы, мы приходим к выводу, что продвижение деревьев (березы и ели) в южные тундры произошло порядка 100—150 лет назад (самые старые деревья, отсутствие пней) на 10—15 км. С тех пор новая граница закрепляется, т. е. вдоль нее вырастают новые деревья, хотя покров нижних ярусов остается тундровым. Эта подвижка южной границы, по-видимому, не отразилась на состоянии северной границы южных тундр Приуралья, хотя в это время в южные тундры могли проникнуть новые бореальные виды, находящиеся в настоящее время близ южной границы подзоны, например *Lactuca sibirica*, *Carex juncella* и др.

Обнаружение *Alnus fruticosa* в горах Бырранга (Кожевников, 1985б) наряду с другими фитогеографическими особенностями этих гор дало основание считать, что ольховник способен сохраняться в виде крохотных популяций, оторванных от основного ареала на 500 км, со времени климатического оптимума. Таким образом, оказалась подкрепленной версия о том, что массивы ольховника на востоке Чукотского п-ова, которые оторваны от материковой популяции на 400 км, сохраняются с того же времени. По-видимому, и на Западном Таймыре северные массивы ольховника являются остаточными со времени оптимума, а не результатом их более поздней реиммиграции сюда, хотя

на такую мысль наводит современное усиление активности ольховника. Последствием увеличения активности ольховника в текущем столетии можно объяснить появление новых его массивов, что связано с семенным возобновлением кустов, тогда как длительное переживание массивов зависит от вегетативного возобновления. Усиление активности ольховника на Таймыре, скорее всего, связано с продвижением к северу лиственницы около 100 лет назад, выходом ее в тундровую зону. Однако, как уже говорилось, при движении к северу массивы ольховника уменьшаются, разреживаются и постепенно сходят на нет. Вместе с ольховником вдоль Пясины четко прослеживается угасание популяций бореальных видов, отдельные из которых не обнаружены уже в районе Крестов (*Solidago dahurica*), хотя найдены севернее или немного южнее (*Peucedanum salinum*). Происходит ослабление и арктоальпийской составляющей флоры. В ходе однодневного маршрута в районе Крестов нам удалось выявить 160 видов. Но по сравнению с нашими данными местная флора окрестностей Крестов оказалась богаче на 61 вид (Южные тундры Таймыра, 1986), из которых 27 видов увеличили список подзоны, в том числе 18 видов, неизвестных севернее ее, 7 — известных севернее, но за пределами северной границы подзоны, 2 — неизвестных южнее. 34 вида, не найденные нами в данном районе, обнаружены в других районах подзоны. 27 видов у авторов имеют пометку «собран однажды», а 51 вид — «изредка» или «очень редко». К ним относятся все виды не обнаруженные нами, а кроме того, *Salix dasyclados*, *S. viminalis*, *Carex eleusinoides*, *C. appendiculata*, *C. aquatilis*. s. str., *Elymus kronokensis* subsp. *subalpinus*, *Equisetum pratense*, *Rubus arcticus*, не обнаруженные авторами. Таким образом, 1/3 местной флоры представлена очень слабо. Это свидетельствует о ее нестабильности, которая может быть результатом начала внедрения видов извне или, наоборот, угасания многих местных популяций. В целом флора подзоны в полосе вдоль р. Пясины шириной порядка 20 км, по современным данным, включает около 260 видов. Она приблизительно равновелика флоре южных тундр европейского Приуралья, но значительно беднее таковой тундр Чукотки (которые, впрочем, изучены на несравненно большей площади и более основательно). Однако объем местной флоры Крестов вполне соответствует объему местных флор подзоны южных чукотских тундр. Просто, последние более различаются между собой, чем местные флоры вдоль Пясины, благодаря горному ландшафту. Причина бедности припясинских местных флор подзоны южных тундр та же самая, что и на Чукотке в соответствующей подзоне — большая роль гипарктических элементов в растительности. Это выражается в том, что гипарктические доминанты (ерник, голубика, багульник, некоторые ивы) заполняют все благоприятные местообитания, огромные площади покрыты мощным моховым ковром, так что для многих видов в ландшафте не находится достаточного места. То же самое прослеживается в южных тундрах Приуралья. Другими словами, усиление биотической составляющей в ландшафтах приводит к обеднению флоры, что заметно не только при сравнении ландшафтов, но и при сравнении частей местного ландшафта южных тундр. Как правильно отмечено в «Южных тундрах Таймыра», половина всей флоры или даже больше приходится на приречные местообитания с ослабленной биотической составляющей среды и пестротой условий в результате этого ослабления. Соответственно здесь существуют столь различные сочетания видов и элементов растительности, что их классификация сопряжена с непреодолимыми трудностями. В «Южных тундрах Таймыра» сказано, что «может быть, имеет смысл все луговые сообщества, встречающиеся в поймах речек, рассматривать в составе единой ассоциации, так как в них меняется обилие одних и тех же видов, и они, по нашему мнению, представляют одну стадию сукцессионной серии» (с. 43). Это мнение справедливо и по отношению к другим ассоциациям, выделенным авторами, в районе Крестов, а также в других районах и секторах южных тундр.

Кажется естественным, что в направлении с юга на север в тундровой зоне уменьшается число видов в местных флорах и упрощаются ландшафтные структуры разного ранга, как это утверждают авторы. Однако конкретные данные не всегда согласуются с логическими предпосылками. На Пясине при движении с юга на север число видов в местных флорах изменяется ненаправленно. Оно практически одно и то же в районах Крестов и устья Тареи, по данным Т. Г. Полозовой и Б. А. Тихомирова (1971). На Чукотке местные флоры подзоны кустарниковых тундр часто беднее таковых подзоны типичных тундр. Резкое обеднение флор происходит лишь близ побережий Ледовитого океана. Вопрос об упрощении ландшафтных структур также далеко не очевиден. На наш взгляд, ландшафтные структуры в южных тундрах более простые, чем в типичных. Опять же это прослеживается и на Пясине, и в других секторах тундр. В южных тундрах меньше структурная дробность, чем в типичных. Упрощение вертикального профиля в последних с избытком компенсируется усложнением горизонтального профиля, и это связано с увеличением флористического богатства.

В выявлении направлений миграций видов при ареалогическом анализе не может заслуживать одобрения смешение арктических и арктоальпийских видов, что принято в «Южных тундрах Таймыра» (1986), вероятно, для облегчения сопоставления долготных групп по распространению видов. Они выделили 3 такие группы: бореальную, гипоарктическую и арктическую. Включение в последнюю арктоальпийцев искажает генетические отношения в ландшафтах, поскольку по числу видов арктоальпийцы превосходят арктов в 10 раз даже по данным авторов. Поэтому логичнее было бы включить арктов в группу арктоальпийцев, тем более что среди первых у авторов числятся и стерильные гибриды (*Trisetokoeleria*), и несостоятельные виды (*Rhodiola borealis* — синоним *R. rosea*, арктоальпийца), и некоторые фактически арктоальпийцы. Как видно из подсчетов авторов, их арктическая группа по числу видов сильно превосходит и бореальную и гипарктическую не только в целом, но и по большинству ступеней активности, исключая I ступень, имеющую всего 2 гипарктических вида, и II ступень (5 видов), равную числу гипарктов. Такие показатели можно бы интерпретировать как результат формирования современного растительного покрова данного района (а по мнению авторов, всех южных тундр Таймыра) при массированных миграциях с севера. В действительности же вся совокупность данных свидетельствует о мощных миграциях с юга, происходивших как в безлесные стадии существования ландшафтов (когда мигрировали арктоальпийцы), так и в период облесения ландшафта в оптимуме голоцена (когда мигрировали бореалы). Численность последних ненамного уступает гипарктам, но они в значительной части неактивны. Кроме того, большинство бореалов встречается спорадически даже в том типе местообитаний, единственно в котором они способны существовать в современной обстановке.

Классификация распространения, включающая категории эварктов, гемиарктов, гипоарктов, различающихся по поведению в тундровой зоне, на первый взгляд заманчива, но она имеет лишь региональный смысл. К эварктам относят, например, *Saxifraga cespitosa*, *S. oppositifolia*, т. е. типично арктоальпийские виды. Как было сказано выше, отнесение их к арктам искажает генезис флоры и соответственно историю растительного покрова.

Детальное исследование природных зон в настоящее время проводится обычно на территориях, выбранных в качестве эталонных. Полученные данные экстраполируются затем на всю зону или подзону. Выбор эталонной территории определяет качество экстраполяции, т. е. насколько данные по этой территории соответствуют особенностям других территорий в пределах той же самой зональной категории, а также в ее долготных (провинциальных) подразделениях. Сопоставление эталонных территорий, заведомо расположенных в раз-

личных соседних зонах (и провинциях), должно способствовать объективному выявлению границ между этими зонами (и провинциями).

Ясно, однако, что растительный покров любой территории неповторим во всех деталях на других территориях, так как он в большей степени определяется свойствами ландшафта, а ландшафты, как известно, не повторяются в пространстве и во времени. Поэтому специфику растительного покрова, обусловленную данным ландшафтом, необходимо отличать от его зональных и провинциальных особенностей. Это возможно только при исследовании нескольких эталонных территорий в пределах заведомо одной провинции. Современное состояние науки (число сотрудников, финансирование и т. п.) позволяет проведение таких исследований, но практическое отсутствие координации, сильная коньюнктура и идейная разобщенность препятствуют этому. В результате ботаническая география не достигает уровня, при котором новейшие итоги однозначно свидетельствовали бы о прогрессе, как например в точных науках, где последовательное доказательство какого-либо положения исключает разночтение и двусмыслие.

Вероятно, «тундровая геоботаника» должна быть оснащена модернизированными представлениями, отвечающими природным явлениям. Эта модернизация, на наш взгляд, должна идти по пути развития экосистемного подхода (Tansley, 1935), деления ландшафтов (в географическом смысле) на экологические категории (элементарные ландшафты), исследования взаимодействия абиотической и биотической составляющих среды, изучения ландшафтно-экологических систем, в частности их эколого-флористических структур (ландшафтных структур флор). Необходимо помнить также, что «многочисленные локальные отклонения обычно рассматриваются как «шум», искажающий общую закономерность. Отсюда одна из задач традиционных географических исследований — снятие этого локального шума «сглаживанием» исходных данных (Крауклис, 1974).

ЛИТЕРАТУРА

Аврамчик М. Н. Геоботаническая и пастбищная характеристика района реки Дудыпты. — Тр. Аркт. ин-та, т. 63, 1937, с. 47—81. — *Александрова В. Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. — В кн.: Комаровские чтения. Т. 29. Л.: Наука, 1977. 188 с. — *Антропоген* Таймыра. М.: Наука, 1982. 184 с. — *Виноградова А. Н.* Геоботанический очерк оленьих пастбищ района реки Пясины. — Тр. Аркт. ин-та, т. 63, 1937, с. 5—45. — *Грибова С. А.* Широтная дифференциация растительного покрова тундр Европейской равнины. — В кн.: Пробл. экол., геобот., бот., геогр. и флорист. Л.: Наука, 1977, с. 37—46. — *Григорьев А. А.* Типы географической среды. М.: Мысль, 1970. 551 с. — *Дедов А. А.* Материалы к инвентаризации кормовой площади Таймырского округа. — Сов. оленеводство, 1933, т. 2, вып. 2, с. 7—47. — *Кожевников Ю. П.* Новые флористические находки на западе Чукотского полуострова. — Бот. журн. 1973, 58, № 2, с. 294—300. — *Кожевников Ю. П.* Историческая фитогеография Чукотки. Ч. 1. М., 1984. 240 с. Деп. в ВИНИТИ, № 3307-84 деп. — *Кожевников Ю. П.* Геосистемные и биогеографические изменения вдоль верхней половины р. Пясины от гор Хараелах (плато Путорана). — В кн.: Геосистемное распределение растений и птиц. Ч. 3. М., 1985а, с. 76—192. Деп. в ВИНИТИ, № 5910-85. — *Кожевников Ю. П.* Геосистемы бассейна р. Бикады (Таймыр). — Там же, 1985б, с. 34—76. — *Крауклис А. А.* Особенности географических градаций топического порядка. — В кн.: Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1974, с. 18—32. — *Полозова Т. Г., Тихомиров Б. А.* Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Пясины близ устья Тареи, Западный Таймыр). — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971, с. 161—185. — *Растительность* европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с. — *Ребристая О. В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с. — *Урванцев Н. Н.* Таймыр — край мой северный. М.: Мысль, 1978. 238 с. — *Урванцев Н. Н.* Открытие Норильска. М.: Наука, 1981. 174 с.— *Чернов Ю. И., Матвеева Н. В.* Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 166—200. — *Южные* тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. 208 с. — *Tansley A. G.* The use and abuse of vegetational consepts and terms. — Ecology, 1935, vol. 16, p. 48—62.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

УДК 582.29 : 580.027.2(471.43) Бот. журн., т. 73, № 1

М. В. Шустов

ЛИШАЙНИКИ ЖИГУЛЕВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА им. И. И. СПРЫГИНА

M. V. SHUSTOV. LICHENS OF ZHIGULYOVSKY STATE RESERVATION NAMED AFTER I. I. SPRYGIN

Приведены результаты краткого анализа лихенофлоры заповедника и систематический список, насчитывающий 123 вида.

Территория Жигулевского государственного заповедника им. И. И. Спрыгина охватывает уникальный природный комплекс северной части Самарской Луки. Жигули — полоса шириной 3—5 км вдоль Волги, представляет собой плато, сложенное карбонатными породами, сильно расчлененное оврагами, имеющее многочисленные осыпи, крутые склоны и скалы. Хотя абсолютные высоты Жигулей не превышают 375 м над ур. м., внешне эта часть Приволжской возвышенности очень похожа на горный район. Около 92 % площади заповедника занимают леса. Значительный научный интерес представляют сосновые боры, расположенные на известняках, причем в тесном контакте с характерной степной растительностью. В лихенологическом плане наиболее интересны скалы и каменистые вершины Жигулей — шиханы различной экспозиции.

Первые сведения о лишайниках Жигулей приводятся во «Флоре лишайников Средней России» А. А. Еленкина (1906, 1907, 1911). Отдельные данные по лихенофлоре заповедника содержатся в работах Л. М. Черепнина (1941: 9—12), Е. К. Штукенберг (1956), А. Н. Гончаровой с соавторами (1978). На основании наших сборов на территории заповедника в 1985—1986 гг., литературных данных, материалов лихенологического гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), а также коллекции сотрудника заповедника Н. И. Костылевой был составлен систематический список, включающий 123 вида, относящихся к 48 родам, 22 семействам, 5 порядкам и группе Lichenes imperfecti.

Наиболее полно в лихенофлоре заповедника представлены семейства *Physciaceae* (7 родов и 19 видов), *Cladoniaceae* (2 рода и 15 видов), *Teloschistaceae* (2 рода и 14 видов), *Lecideaceae* (8 родов и 13 видов), *Lecanoraceae* (2 рода и 11 видов). Из сем. *Parmeliaceae* обнаружено 3 рода и 10 видов, *Verrucariaceae* — 5 родов и 9 видов. Ведущими по числу видов являются роды *Cladonia* (13 видов), *Lecanora* (10), *Parmelia* и *Caloplaca* (по 8 видов), *Xanthoria* (6). По 5 видов отмечено из родов *Rinodina*, *Physcia*, *Peltigera* и *Verrucaria*. В лихенофлоре заповедника преобладают лишайники с накипной формой роста (63 вида), 41 вид относится к группе листоватых, 19 — кустистых. Среди 6 групп лишайников, выделенных по отношению к субстрату, ведущей является группа эпилитов — 43 вида, эпифитов обнаружено 32 вида, эпигеидов — 26, эпибриофитов и эпиксилов — по 2 вида. Для 18 видов трудно выявить определенный тип субстрата.

Географический анализ флоры лишайников заповедника показал, что ведущим является мультизональный элемент (45 видов). Неморальный элемент представлен 27 видами, бореальный — 26, аридный — 13, монтанный — 5, гипоарктомонтанный — 4, субокеанический — 1.

Интересны находки аридных видов *Glypholecia scabra*, *Rinodinella controversa*, *Rinodina calcarea* в Жигулях.

Необходимо отметить, что 12 видов в настоящее время известны для заповедника только по литературным и гербарным материалам. Особо следует указать, что *Lobaria pulmonaria*, включенный в Красную книгу СССР (1984), при-

водится в нашем списке по литературным данным (Гончарова и др., 1978); в лихенологическом гербарии БИНа хранится образец этого вида, собранный в овраге Малиновый Дол А. М. Семеновой-Тян-Шанской 13 VII 1945.

В представленном ниже списке виды расположены по J. Poelt, A. Vězda (1981) с одной оговоркой — мы признаем существование сем. *Usneaceae* в традиционном объеме (Poelt, 1973). Для видов, известных только по литературным данным, приводится соответствующая ссылка.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СПИСОК ЛИШАЙНИКОВ ЖИГУЛЕВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА им. И. И. СПРЫГИНА

Сем. *Lecideaceae* : *Biatora fusca* (Borr. ex Schaer.) Th. Fr. var. *atrofusca* (Flot.) Oxn. — Еленкин (1911), *B. symmicta* (Ach.) Fr., *Lecidella stigmatea* (Ach.) Hertel et Leuck., *L. euphorea* (Flk.) Hertel — Еленкин (1907), *Hypocenomyce scalaris* (Ach. ex Liljbl.) Choisy, *Psora decipiens* (Hedw.) Hoffm., *P. lurida* (Wirt.) DC., *Bilimbia sabuletorum* (Schreb.) Arnold, *Bacidia luteola* (Schrad.) Mudd — Еленкин (1907), *Protoblastenia incrustans* (DC.) Steiner — Еленкин (1907), *P. calva* (Dicks.) Zahlbr., *P. rupestris* (Scop.) Steiner, *Toninia coeruleonigricans* (Lighrfl.) Th. Fr.

Сем. *Lecanoraceae* : *Lecanora atra* (Huds.) Ach. var. *calcarea* Jatta, *L. allophana* (Ach.) Röhl., *L. chlarona* (Ach.) Nyl., *L. subrugosa* Nyl., *L. carpinea* (L.) Vain., *L. crenulata* (Dicks.) Vain., *L. dispersa* (Pers.) Röhl., *L. rugosella* Zahlbr., *L. varia* (Ehrh.) Ach., *L. versicolor* Ach., *Lecania erysibe* (Ach.) Mudd.

Сем. *Baeomycetaceae* : *Baeomyces rufus* (Huds.) Rebent.

Сем. *Cladoniaceae* : *Cladonia macilenta* Hoffm., *C. botrytes* (Hagen) Willd., *C. cariosa* (Ach.) Spreng., *C. anomaea* (Ach.) Ahti et P. James, *C. phyllophora* Hoffm., *C. pyxidata* (L.) Hoffm., *C. pocillum* (Ach.) O. J. Rich., *C. chlorophaea* (Flk.) Spreng., *C. fimbriata* (L.) Fr., *C. rei* Schaer., *C. coniocraea* (Flk.) Spreng., *C. ochrochlora* Flk., *C. furcata* (Huds.) Schrad. var. *pinnata* (Flk.) Vain., *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo, *C. rangiferina* (L.) Harm.

Сем. *Parmeliaceae* : *Parmelia glabra* (Schaer) Nyl., *P. subargentifera* Nyl., *P. verruculifera* Nyl., *P. vagans* Nyl. — Еленкин (1906), *P. conspersa* (Ehrh.) Ach. — Еленкин (1906), *P. sulcata* Tayl., *P. scortea* Ach., *P. caperata* (L.) Ach., *Cetraria pinastri* (Scop.) S. Gray, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.

Сем. *Usneaceae* : *Evernia mesomorpha* Nyl.

Сем. *Ramalinaceae* : *Ramalina pollinaria* (Westr.) Ach., *R. baltica* Lett.

Сем. *Aspiciliaceae* : *Aspicilia calcarea* (L.) Mudd, *A. farinosa* Arnold, *A. contorta* (Hoffm.) Krempelh., *A. radiosa* (Hoffm.) Poelt et Leuck.

Сем. *Candelariaceae* : *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr.

Сем. *Teloschistaceae* : *Caloplaca cerina* (Ehrh.) Th. Fr., *C. flavovirescens* (Wulf.) DT. et Sarnth., *C. holocarpa* (Hoffm.) Wade, *C. variabilis* (Pers.) Müll. Arg. — Еленкин (1907), *C. aurantia* (Pers.) Hellb. — Еленкин (1907), *C. decipiens* (Arnold) Blomb. et Forss., *C. citrina* (Hoffm.) Th. Fr., *C. saxicola* (Hoffm.) Nordin, *Xanthoria elegans* (Link.) Th. Fr., *X. sorediata* (Vain.) Poelt, *X. aureola* (Ach.) Erichs., *X. calcicola* Oxn., *X. fallax* (Hepp) Arnold, *X. parietina* (L.) Th. Fr.

Сем. *Physciaceae* : *Buellia punctata* (Hoffm.) Massal., *B. geophila* (Flk.) Lynge, *Rinodina pyrina* (Ach.) Arnold, *R. bischoffii* (Hepp) Massal., *R. immersa* (Koerb.) Arnold, *R. lecanorina* (Massal.) Massal., *R. calcarea* (Arnold) Arnold, *Rinodinella controversa* (Massal.) Mayrhofer et Poelt, *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg, *Ph. sciastra* (Ach.) Moberg, *Physcia tenella* (Scop.) DC., *Ph. aipolia* (Ehrh.) Fürnr., *Ph. caesia* (Hoffm.) Fürnr., *Ph. stellaris* (L.) Nyl., *Ph. dimidiata* (Arnold) Nyl., *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt, *Ph. pulverulacea* Moberg, *Ph. grisea* (Lam.) Poelt, *Anaptychia ciliaris* (L.) Koerb.

Сем. *Acarosporaceae*: *Sarcogyne privigna* (Ach.) Anzi var. *calcicola* H. Magn.,

S. regularis Koerb. em. Oxn., *Acarospora glaucocarpa* (Wahlenb.) Koerb., *A. oligospora* (Nyl.) Arnold — Черепнин (1941), *Glypholecia scabra* (Pers.) Müll. Arg.

Сем. *Pertusariaceae*: *Pertusaria discoidea* (Pers.) Malme, *P. globulifera* (Turn.) Massal.

Сем. *Collemataceae*: *Collema cristatum* (L.) Wigg., *C. tunaeforme* (Ach.) Ach., *Leptogium tenuissimum* (Dicks.) Koerb., *L. saturninum* (Dicks.) Nyl. — Гончарова и др. (1978).

Сем. *Placynthiaceae*: *Placynthium nigrum* S. Gray.

Сем. *Peltigeraceae*: *Peltigera canina* (L.) Willd. var. *subcanina* (Gyeln.) Frey, *P. praetextata* (Flk.) Vain., *P. spuria* (Ach.) DC. var. *erumpens* Harm., *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm., *P. rufescens* (Weis) Humb.

Сем. *Lobariaceae*: *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. — Гончарова и др. (1978).

Сем. *Gyalectaceae*: *Gyalecta truncigena* (Ach.) Hepp.

Сем. *Verrucariaceae*: *Verrucaria calciseda* DC., *V. rupestris* Schrad., *V. dufourii* DC., *V. glaucina* Ach., *V. nigrescens* Pers., *Endopyrenium rufescens* (Ach.) Koerb., *Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann. var. *miniatum*, var. *complicatum* (Zightf.) Hellb., *Staurothele clopima* (Wahlenb.) Th. Fr., *Endocarpon pussilum* Hedw. — Черепнин (1941).

Сем. *Chtysothricaceae*: *Chrysothrix candelaris* (L.) Laundon.

Сем. *Pleosporaceae*: *Arthropyrenia punctiformis* Massal.

Сем. *Strigulaceae*: *Acrocordia gemmata* (Ach.) Massal. Lichenes imperfecti: *Lepraria latebrarum* Ach.

Автор выражает глубокую благодарность Т. Ф. Чап за помощь в проведении полевых исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Бельский П. С., *Молоканов А. Н.* Жигулевский заповедник. — В кн.: Заповедники Советского Союза. М.: Колос, 1969, с. 276—280. — *Гончарова А. Н.*, *Золотовский М. В.*, *Пласкина Т. И.* Лишайники Жигулевского государственного заповедника.— В кн.: Интродукция, акклиматизация растений и окружающая среда: Межвузов. сб., Куйбышев: Изд-во Куйбышев. ун-та, 1978, вып. 2, с. 75—86. — *Красная* книга СССР. Т. 2. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 478 с. — *Кудинов К. А.* Жигулевский государственный заповедник. Куйбышев: Куйбышев. книжн. изд-во, 1982. 47 с. — *Еленкин А. А.* Флора лишайников Средней России. Ч. 1. Юрьев, 1906, 184 с.; 1907, с. 185—359; 1911, с. 360—682. — *Штукенберг Е. К.* К изучению лишайников Куйбышевской и Пензенской областей и Мордовской АССР. — Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, Сер. 2, 1956, вып. 5, с. 305—326. — *Черепнин Л. М.* Растительность каменистой степи Жигулевских гор: Дис. . . . канд. биол. наук. М. , 1941. 365 с. — *Poelt J.* Classification. — In: The Lichens. N. Y.; L., 1973, p. 559—630. — *Poelt J.*, *Vězda A.* Bestimmungsschlüssel europaischer Flechten. Ergänzungsheft 2. Vaduz, 1981. 390 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 22 VI 1987.

УДК 882.734 Бот. журн., т. 73, № 1

В. В. Пономаренко

MALUS CHAMARDABANICA (*ROSACEAE*) ИЗ ЗАБАЙКАЛЬЯ

V. V. PONOMARENKO. ON *MALUS CHAMARDABANICA* (*ROSACEAE*) FROM TRANSBAIKALIAN

При изучении *Malus chamardabanica* из Забайкалья было установлено, что эта яблоня является формой полиморфного вида *M. baccata*.

1980 г. был опубликован диагноз нового эндемичного вида яблони из Забайкалья. Авторы назвали яблоню хамардабанской *M. chamardabanica* V. Vartapetjan et L. Solovjeva по наименованию хр. Хамар-Дабана (Вартапетян, Соловьева, 1980). Позднее они обозначили ее как *M. hamardabanica* (Вартапетян, Соловьева, 1981). Это латинское обозначение было опубликовано в Реферативном журнале. Мы приводим название по первоначальной публикации. Яблоня была найдена вблизи оз. Щучьего Гусиноозерского р-на Бурятской АССР в подлеске соснового леса, на площади около 1 га.

В описании *M. chamardabanica* приводятся сведения о том, что она растет на южном склоне сопки, обращенной к озеру, и отличается карликовым габитусом дерева — от 4 до 105 см выс. Листья цельные, 7 см дл. и 6.2 см шир., эллиптической формы, с клиновидной заостренной вершиной, мелкопильчатым краем, с черешком 3 см дл. Плоды мелкие, 6—11 мм дл. и 4—7 мм шир., каплеобразной формы, сплошь ярко-красные, с плодоножкой 2.5—4.1 см дл. Размножается яблоня корнеотпрысками (Вартапетян, Соловьева, 1981).

Открытие нового вида, а тем более яблони, в суровом районе Восточной Сибири привлекло внимание специалистов.

Место произрастания *M. chamardabanica* находится в центре ареала яблони сибирской *M. baccata*.

Изучая яблоню сибирскую летом 1970 г. в Забайкалье, мы обследовали Гусиноозерский р-н Бурятской АССР, где, кроме оз. Щучьего, расположены озера Карасевое, Черное, Окуневое, Камышевое и Круглое, но дикорастущей яблони не обнаружили.

Отсутствие ее в этом районе объясняется тем, что место обитания *M. baccata* приурочено обычно к берегам и островам рек. Яблоня образует заросли в виде узкой береговой полосы (Пономаренко, 1972). Реки являются своеобразными магистральными путями расселения дикорастущей яблони в Восточной Сибири. На всем протяжении р. Селенги (320 км в пределах территории СССР) и ее многочисленных притоков яблоня встречается повсеместно, а на сопках и в тайге она не растет. Отсутствует яблоня и у озер, не имеющих выхода к рекам. Нас поэтому заинтересовало сообщение о карликовой яблоне на берегу озера, и в августе 1979 г. автор статьи совместно с В. Д. Колмаковой и И. А. Новоселовой обследовали район оз. Щучьего с целью сбора и изучения нового вида яблони.

Озеро небольшое, расположено в живописной Жаргалантуйской долине среди отрогов Хамбинского хр., покрытого смешанным лесом.

Яблоня растет только в двух местах — на склоне сопки и на самом берегу озера на протяжении 50 м (рис. 1). Берег песчаный, высотой около 2.5 м. Высота деревьев от 228 до 360 см, с окружностью штамба в метре от земли от 14 до 50 см. Вокруг много корневой поросли высотой от 10 до 104 мм, которая образует куртину. На площади 1.5×4 м мы насчитали 19 яблонь. Береговая яблоня по высоте деревьев превосходит яблони, растущие на склоне. Объясняется это большей освещенностью береговой полосы и лучшими почвенными условиями.



Рис. 1. Общий вид яблони *M. chamardabanica* на берегу оз. Щучьего, Бурятская АССР.

Крона деревьев загущена, но много сухих побегов. Кора ветвей светло-серая, со следами повреждений зимними солнечными ожогами. Листья типичные для *M. baccata* — эллиптические, с вытянутой верхушкой и клиновидным или суженным основанием, тонкие, гладкие, снизу голые, с городчато-зубчатым краем.

Плоды на одном дереве варьируют от 6 до 11 мм дл. и от 4 до 10 мм шир., грушевидной формы с наплывом к плодоножке, поэтому отсутствует характерная для плодов яблони воронка. Чашечка на вершине плода круглая, ржавленная, широкая. Основная окраска желтая, покровная — темно-красная, покрывающая к моменту созревания всю поверхность. Вкус кислый, терпкий, вяжущий. Плодоножки от 17 до 42 мм дл.



Рис. 2. Роща карликовой *M. baccata* на берегу р. Селенги.
Высота деревьев 1,5—2.5 м, возраст 30—60 лет.

Низкий рост растений и грушевидная форма плодов отличают эту яблоню от обычной *M. baccata*.

Во «Флорах» яблоня сибирская чаще описывается как деревце или кустарник с шаровидными плодами около 1 см в диам. с незначительным формовым разнообразием. Несмотря на ее широкую известность, многие вопросы биологии, экологии и полиморфизма все еще остаются малоисследованными.

Яблоня сибирская на территории нашей страны занимает большую площадь. Ареал ее простирается от Иркутской обл. через территорию Бурятской АССР и Читинской обл. и далее на восток по Хабаровскому краю и Амурской обл., доходя до южных районов Приморского края.

Центром происхождения *M. baccata* считается Забайкалье. Здесь нами отмечены большое внутривидовое разнообразие яблони и значительные массивы сохранившихся дикорастущих зарослей (Пономаренко, 1972, 1973, 1978, 1980).

Жизненные формы *M. baccata* представлены от мощных 10-метровых деревьев с крупными стволами, достигающими в окружности от 1.5—1.9 м на уровне груди, возрастом более 100 лет, до кустовидных 1—1.5 м многоствольных растений. Большие массивы крупных деревьев яблони находятся вблизи оз. Байкал, где теплее, зимой выпадает больше снега. В степной части Забайкалья из-за частых ветров и летних засух яблоня имеет низкорослый вид.

Высота деревьев яблони сибирской во многом зависит от экологических условий местообитания: типа почвы, рельефа местности, сопутствующей растительности, климатических факторов и др. В составе популяций *M. baccata* встречаются и карликовые формы генетической природы.

М. Г. Никифоров (1911) описал карликовую разновидность яблони сибирской — *Pyrus baccata* genuina pygmaea, которую он рекомендовал использовать в качестве низкорослого подвоя для выращивания карликовых плодовых деревьев. А. И. Олониченко (1936) нашел на островах Ачи и в долине р. Онона старые карликовые деревья 2-метровой высоты, с очень мелкими плодами.

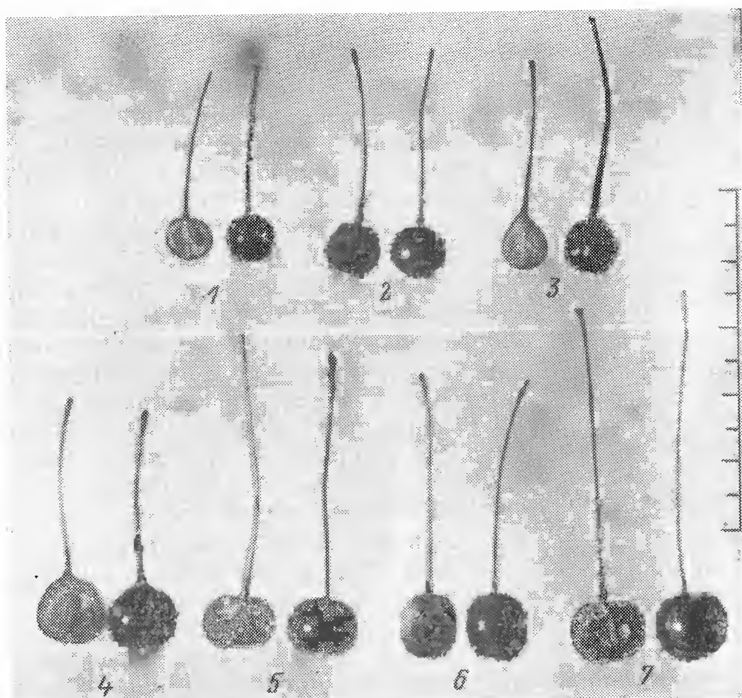


Рис. 3. Разнообразная форма плодов *M. baccata*.

У образцов *3* и *4* наплыв у плодоножки.

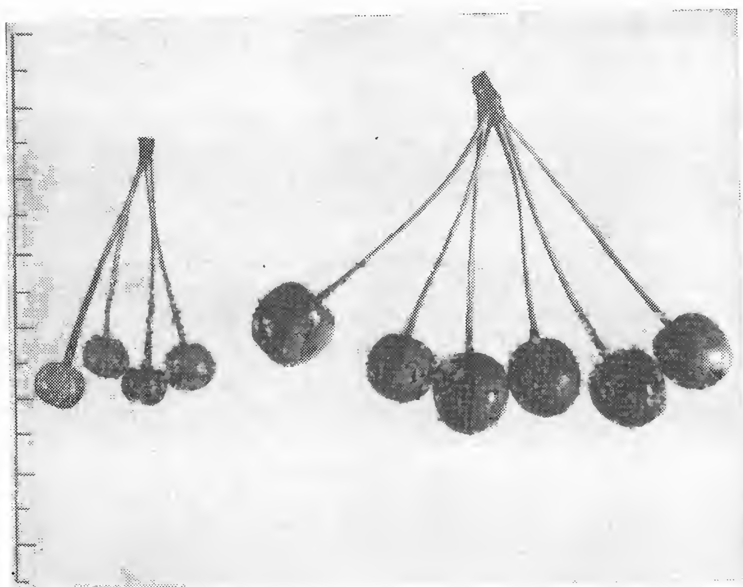


Рис. 4. Плоды карликовой (*слева*) и обычной *M. baccata*.



Рис 5. Ветка с плодами грушевидной формы яблони сибирской из Забайкалья, опубликованной П. С. Палласом в 1784 г.

В коллекции Бурятской плодово-ягодной опытной станции имеется несколько образцов карликовой яблони из Забайкалья, собранных Л. И. Дубровской.

Во время экспедиций по районам Восточной Сибири и Дальнего Востока мы встречали как единичные экземпляры, так и группы карликовых растений *M. baccata*. Интересные низкорослые яблони обнаружены на левом берегу р. Селенги недалеко от д. Малое Колесово. Роща яблонь, насчитывавшая около 200 деревьев, имела высоту от 1.5 до 2.5 м и возраст 30—60 лет (рис. 2). Как показали наши исследования, по всему ареалу *M. baccata* нередко можно встретить ее карликовые формы. Основной способ размножения яблони сибирской в Забайкалье — корнеотпрысковый. Одно взрослое дерево *M. baccata* может образовать до 100 корнеотпрысков от 4 см до 2 м выс. и возрастом от 2 до 10 лет. Иногда корнеотпрыски принимают за низкорослые формы.

Большое разнообразие у *M. baccata* наблюдается в размерах, форме, массе, окраске плодов, длине плодоножки и количестве плодов в соцветии (рис. 3).

Наиболее часто встречаются плоды около 9 мм в диам. Самые мелкие имели 4—6 мм, а крупные до 12 мм в диам., но последние встречаются довольно редко (рис. 4). В пределах одного дерева плоды бывают от 5 до 10 мм в диам. Форма плодов варьирует от шаровидной, плоскоокруглой до широкоовальной. Можно ли встретить у *M. baccata* плоды каплеобразной, грушевидной формы, как у описанного нового вида *M. chamardabanica*?

Изменение формы плодов в пределах вида — довольно частое явление, что объясняется положением закона Н. И. Вавилова о гомологических рядах в наследственной изменчивости растений. Плоды с наплывом у плодоножки — явление нередкое в природе у яблони и нами неоднократно наблюдалось. В опубликованной в 1784 г. книге «Описание растений Российского государства» П. С. Паллас приводит рисунок яблони сибирской с грушевидной формой плодов (рис. 5). Окраска плодов у *M. baccata* варьирует от светло-желтой, желтой с румянцем до сплошь ярко-красной. Мякоть желтая, вкус вяжущий, терпкий, кислый, иногда даже горький. Интересно отметить, что у желтоплодных форм плоды иногда вполне съедобны.

Плодоножка у большинства форм имеет длину от 38 до 46 мм, максимум 62 мм. Толщина плодоножки от 0.7 до 1.2 мм. Самая короткая плодоножка, 15—22 мм дл., отмечена была у одной формы.

Большая амплитуда изменчивости наблюдается у яблони сибирской в размере листовой пластинки 30—85 мм дл. и 20—50 мм шир. и черешка 14—40 мм дл.

Наши наблюдения показали, что существует большое разнообразие форм *M. baccata* в Забайкалье по энергии роста, размеру, форме, окраске плодов, срокам созревания, качеству мякоти, началу и окончанию вегетации.

Нас заинтересовало, как могла попасть яблоня в район оз. Щучьего, не

имеющего связи с речной системой Забайкалья. Опрос старожилов этих мест позволил установить, что район был обжит давно. Жительница поселка Ф. В. Григорьева рассказала нам, что до революции это место принадлежало помещику Голдобину. Он держал известково-солеваренный завод. Расположенные вокруг озера пастбища имели оросительную систему, первую в Забайкалье. Для этих целей использовали местные ручьи, текущие с гор. В озере специально разводили некоторые виды рыб, а на склоне, где находилась усадьба, росли местные формы рябины, черемухи и яблони сибирской, посаженные в целях озеленения. Со временем яблоня одичала и, размножаясь корнеотпрысками, образовала куртину, которую и принимают за дикорастущую заросль. Корнеотпрысковые растения *M. chamardabanica* мы привезли и посадили в коллекцию Павловской опытной станции Всесоюзного института растениеводства.

Собранные гербарные образцы яблони хамардабанской переданы в Гербарии Главного ботанического сада АН СССР (MHA), Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Всесоюзного института растениеводства им. Н. И. Вавилова (WIR).

В заключение следует отметить, что детальное изучение морфологических признаков и биологических особенностей *M. chamardabanica* позволило нам установить, что эта яблоня является одной из форм *M. baccata.*

ЛИТЕРАТУРА

Вартапетян В. В., Соловьева Л. В. Новый эндемичный для Забайкалья вид яблони. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1980, т. 85, вып. 5, с. 81—82. — *Вартапетян В. В., Соловьева Л. В.* Новый вид дикорастущей яблони Сибири. — Вестн. МГУ. Сер. биол., 1981, № 4, с. 26—31. — *Никифоров М. Г.* Выносливые подвои для яблонь. — Прогрессивное садоводство и огородничество, 1911, № 14—17, с. 419—488. — *Олониченко А. И.* Ягодная сибирская яблоня в Восточном и Южном Забайкалье. — Соц. растениеводство, 1936, № 19, с. 103—106. — *Пономаренко В. В.* Сибирская ягодная яблоня в Забайкалье. — Раст. ресурсы, 1972, т. 8, вып. 1, с. 21—28. — *Пономаренко В. В.* Дикорастущие яблони Восточной Сибири и Дальнего Востока. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1973, т. 49, вып. 1, с. 85—94. — *Пономаренко В. В.* К систематике *Malus baccata* (L.) Borkh. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1978, т. 62, вып. 3, с. 24—35. — *Пономаренко В. В.* Дикорастущая яблоня Восточной Сибири. — Природа, 1980, № 8, с. 90—95.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 11 V 1987.

УДК 582.998(571.6)

Бот. журн., т. 73, № 1

Д. Д. Басаргин

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАРПОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *SAUSSUREA PULCHELLA* (*ASTERACEAE*)

D. D. BASARGIN. VARIABILITY OF CARPOLOGICAL FEATURES OF *SAUSSUREA PULCHELLA* (*ASTERACEAE*)

Исследована внутривидовая фенотипическая изменчивость соссюреи хорошенькой *Saussurea pulchella* на примере репрезентативных данных о варьировании карпологических признаков. Изучены 3 типа количественных признаков: 1) непрерывные или метрические (линейные размеры семянок и хохолков), 2) дискретно-непрерывные (цветовой фон наружной поверхности семянок), 3) дискретные (*D—L*-морфы, направленность линейных элементов поверхностной структуры семянок относительно центральной продольной оси плода). Основное внимание уделяется непрерывной изменчивости. Выявленная специфика изменчиво-

сти количественных признаков как полигенных систем свидетельствует о гомоморфности исследуемых популяций *S. pulchella* (южная часть советского Дальнего Востока) и имеет практическое значение для таксономических интерпретаций при изучении вида.

Монокарпический вид *Saussurea pulchella* (Fisch.) Fisch. (2n=26; цит. по: Липшиц, 1979), описанный из Забайкалья (Typus: «Dahuria, Treskin», (LE), относится к подроду *Theodorea* (Cass.) Lipsch. (sect. *Theodorea*, subsect. *Theodorea-vera* Kitam., ser. *Pulchellae*) и имеет ареал, охватывающий Восточную Сибирь (Забайкалье), Монголию, значительную часть Восточного и Северо-Восточного Китая, южную часть советского Дальнего Востока, п-ов Корею и Японию (острова Хоккайдо, Хонсю, Сикоку, Кюсю). Исключительно высокая полиморфность вида вызвала чрезмерную путаницу в ботанической литературе. Было описано много разновидностей и форм (Липшиц, 1962, 1979; Ohwi, 1965; Kitagawa, 1979). Близкие виды *S. pulchella* и *S. japonica* (Thunb.) DC. длительное время неправильно отождествляли из-за значительного сходства их фенотипов. Полиморфизм фенотипов *S. pulchella* обусловлен вариабельностью признаков органов вегетативной сферы, главным образом листьев. На основе некоторых черт изменчивости признаков листьев в определителях указывались соответствующие диагностические признаки вида (Липшиц, 1962, 1979; Ворошилов, 1982). По характеру вариабельности структуры листа были описаны многие внутривидовые таксоны, что в большинстве случаев неоправданно с точки зрения теоретических основ ортодоксальной таксономии, ее принципов и правил. Что же касается изменчивости признаков генеративных органов, главным образом плодов, то данных по этому вопросу крайне недостаточно или фактически их пока нет. Представления о популяционной изменчивости *S. pulchella* базируются на ограниченном материале, что неизбежно вызывает затруднения в таксономических интерпретациях при разграничении криптических видов. Кроме того, недостаточность сведений о географической изменчивости популяций всегда ограничивает возможности в изучении видовой структуры (Новоженов, 1982).

В литературе ничтожно мало сведений о семянках *S. pulchella*. Было даже высказано мнение, что карпологические признаки не представляют интереса для таксономии рода *Saussurea* (Липшиц, 1960). Изучение нами камчатских соссюрей показало, что по числу семянок в корзинках можно находить безупречные таксономические различия (Басаргин, 1985).

В настоящей работе поставлена задача выяснить варьирование некоторых элементов карпоструктуры в популяциях *S. pulchella*. Предполагалось определить особенности изменчивости зрелых семянок в пределах обширного ареала вида.

На п-ове Муравьева-Амурского (окр. г. Владивостока), где представлена флора Южного Приморья, собран материал по субпопуляции, которую условно обозначим S_m. Материалы по суперпопуляции, обозначенной S_M, собраны в следующих районах южной части советского Дальнего Востока: Приморский край (районы Шкотовский, Уссурийский, Ханкайский, Лазовский, Дальнегорский, Тернейский), Хабаровский край (окр. г. Хабаровска, Ванинский и Советско-Гаванский районы), Амурская обл. (Благовещенский и Серышевский районы). Во всех пунктах сбора корзинки со зрелыми семянками собирали с растений, произрастающих в разнообразных экологических условиях (морские побережья, речные долины, горные системы, континентальные полустепные районы). Случайные выборки (объем выборок $N=500$ семянок) составляют репрезентативный материал, заключающий в себе все варианты эколого-географической изменчивости карпологических признаков суб- и суперпопуляций S_m и S_M.

Как отмечает Л. А. Животовский (1984), в популяционных исследованиях ценны не столько исходно полученные признаки, сколько главным образом различные комбинации их (суперпризнаки). Такие комбинации мы называем

дескрипторами (от латинского descriptio — описание). Для удобства в операциональном отношении мы избрали объектом анализа 4-элементный десприптор (*a*, *b*, *c*, *d*). Элемент (*a*) — длина семянки, (*b*) — длина хохолка в миллиметрах, классовый интервал в статистической совокупности членов выборки равен 1 мм. Семянки на верхушке усеченные, в основании слегка стянутые, голые, с красноватыми продольными крапинками. Длину семянки измеряли от ее основания до верхней усеченной части. Хохолки двойные, наружные щетинки их многочисленные, шероховатые, ломкие, укороченные, составляют примерно 1/3 длины внутренних перистых щетинок, для удобства измерения их длины хохолки предварительно размачивали в теплой воде. Элементы (*a*, *b*) характеризуются как непрерывные (метрические) признаки.

Элемент (*c*) — цвет наружной поверхности семянок характеризуется как дискретно-непрерывный признак. Обычно дискретно-непрерывные признаки определяются условным разделением степени выраженности (экспрессивности) конкретного признака на дискретные классы, которые могут быть выражены в числовой балльной оценке. Если фенотипическое распределение полностью непрерывное, когда нельзя выделить никаких дискретных классов, то в этом случае необходим анализ только степени проявления признака.

В нашем примере окраска семянок значительно варьирует от грязновато-невзрачно-полубелой до почти черной с различными переходными оттенками. Но тем не менее вполне можно различить 4 основные цветовые группы семянок: 1) различные вариации грязновато-невзрачно-полубелой окраски, 2) сероватотемноватые тона, 3) соломенно-рыжеватые вариации до черновато-фиолетовых оттенков, 4) темно-фиолетовый фон до почти черного. Хохолки в основном однородного сизовато-белого цвета, и поэтому их цветовая изменчивость в данной работе не рассматривается.

Элемент (*d*) — дискретный признак. Проявление данного признака выражается в том, что поверхностные структурные элементы семянок иногда имеют $D—L$-повороты относительно продольной центральной оси плода. Подавляющее большинство семянок, по данным наших выборок, характеризуется прямолинейностью. Отсутствие поворотов, левые и правые повороты ($D—L$-морфы) обозначим соответственно индексами 0, 1 и 2. Таким образом, если анализируем какой-либо дескриптор (*a*, *b*, *c*, *d*) в выборке,например (5, 8, 4, 0), то расшифровка его следующая: длина семянки в пределах 5—6 мм, длина хохолка в пределах 8—9 мм, 4 — семянки черного цвета, 0 — поверхностные структуры семянки прямолинейны. Аналогично расшифровываются все дескрипторы выборок.

Дескрипторы (*a*, *b*, *c*, *d*) в нашей задаче представлены тремя типами количественных признаков: непрерывные, дискретно-непрерывные и дискретные. В биометрической генетике популяций более серьезное внимание уделяется непрерывным признакам, так как проблематика генетического изучения непрерывной изменчивости оказалась гораздо сложнее, чем исследование генетики дискретных признаков. Количественные признаки рассматриваются как полигенные системы. Именно важность изучения количественных признаков как маркеров совокупности генов (полигенов) и состоит в том, что за ними может стоять большое число генов, возможно, представляющих иную часть генома, чем локусы, выявленные методами биохимической генетики (Животовский, 1984). В затрагиваемом аспекте понятен возросший интерес к изучению непрерывной изменчивости, лежащей в основе теории эволюции и селекции растений и животных. Под действием средовых факторов эффекты генотипической дискретности часто могут сглаживаться, реализуясь в непрерывную изменчивость фенотипа. Так что на первый рубеж выдвигается проблема непрерывной изменчивости в популяционной и систематической биологии.

Рассмотрим, как изменчивость количественных признаков характеризует популяции S_M и S. В первую очередь выясним, каковы сами по себе комбинационные ряды S_M S_m, состоящие из реальных дескрипторов (a, b, c, d), т. е. комбинант C (4, 8, 2, 0; 3, 10, 4, 1; 5, 9, 3, 2 и т. д.). Термины «комбинационный ряд» и «комбинанта» нами были предложены ранее (Басаргин, 1978). Комбинационный ряд S_M представлен 44 комбинантами, а S_m — 31, т. е. у суперпопуляции S_M на 13 комбинант больше, чем у субпопуляции S_m. Неудивительно, что комбинационный ряд у S_M оказался «длиннее», чем у S_m, так как по логике вещей диапазон варьирования у S_M должен быть более широким. При этом не следует представлять ситуацию в таком виде, что недостающие 13 комбинант у S_m являются запрещенными. Вовсе нет, их отсутствие — не запрет, а показатель «суженности» генетического потенциала субпопуляции. По абсолютной частоте встречаемости n! комбинанты C в комбинационном ряду S_M располагаются в таком порядке:

C — 1) 4, 8, 2, 0; 2) 4, 7, 2, 0; 3) 4, 7, 1, 0; 4) 5, 7, 4, 0; 5) 4, 8, 1, 0;
n — 56; 53; 50; 37; 32
6) 5, 8, 4, 0; 7) 3, 7, 1, 0; 8) 4, 7, 1, 0; 9) 4, 8, 4, 0; 10) 3, 8, 4, 0;
31; 27; 27; 27; 12
11) 5, 8, 2, 0; 12) 5, 7, 3, 0; 13) 3, 7, 4, 0; 14) 3, 7, 2, 0; . . . 28) 3, 9, 1, 0; . . .
12; 10; 9; 7; 2
44) 4, 7, 1, 2.
1

Комбинационный ряд S_m имеет вид

C — 1) 4, 8, 4, 0; 2) 5, 8, 4, 0; 3) 4, 7, 4, 0; 4) 4, 8, 3, 0; 5) 5, 8, 2, 0;
n — 100; 63; 61; 49; 39
6) 5, 9, 2, 0; 7) 4, 8, 2, 0; 8) 5, 7, 4, 0; 9) 3, 8, 2, 0; 10) 5, 9, 4, 0;
31; 26; 26; 11; 11
11) 3, 8, 1, 0; 12) 5, 8, 3, 0; 13) 3, 8, 4. 0; 14) 4, 9, 2, 0; . . . 22) 3, 7, 4, 0; . . .
10; 10; 8; 7; 2
. . . 31) 3, 7, 1, 1.
1

Идентичные комбинанты рядов S_M и S_m сгруппировали попарно (13 пар с соответствующими частотами): 1) 4, 8, 2, 0; 2) 4, 7, 2, 0; 3) 4, 7, 1, 0; 4) 5, 7, 4, 0; 5) 4, 8, 1, 0, 6) 5, 8, 4, 0; 7) 3, 7, 1, 0; 8) 4, 7, 4, 0; 9) 4, 8, 4, 0; 10) 3, 8, 4, 0; 11) 5, 8, 2, 0; 12) 5, 7, 3, 0; 13) 3, 7, 4, 0. Оказалось, что перечисленные комбинанты в комбинационных рядах S_M составляют 53.3 %, а S_m — 46.7 % от их общей численности в рядах, т. е. процентное соотношение близко к 1 : 1.

Группы семянок одного цвета (1, 2, 3, 4) имеют следующие относительные частоты:

Цвет —	1	2	3	4
S_M —	0.272	0.308	0.050	0.370
S_m —	0.054	0.254	0.146	0.546

Семянки цвета 2 и 4 численно доминируют и составляют почти 74 % от их общей массы. Семянки с иным цветом составляют значительную часть у S_M.

Показатель сходства S_M и S_m по 22 идентичным комбинантам определили с помощью формулы Л. А. Животовского (1979)

$$r = \sum_i \sqrt{p_i p_j},$$

где p_i — частота комбинант S_M, а p_j—S_m, $r=\sqrt{56\cdot 26}+\sqrt{36\cdot 26}+\sqrt{31\cdot 63}+$ $+\ldots+\sqrt{3\cdot 4}\approx 0.840$.

Вычисления, выполненные несколько иным способом, показали, что значение r варьирует в пределах 0.830—0.850. Сходство сравниваемых S_M и S_m по общим членам комбинационных рядов довольно значительное. По тем же 22 идентичным комбинантам найдены показатели популяционной изменчивости с помощью формулы Животовского (1982)

$$\mu = \sum_{i=1}^{m} \sqrt{p_i},$$

где μ — мера разнообразия, p_i — частота соответствующих членов рядов, m — число морф.

$$S_M \ \mu = (0.33 + 0.32 + 0.27 + \ . \ . \ . + 0.24)^2 \approx 26.0,$$
$$S_m \ \mu = (0.25 + 0.45 + 0.35 + \ . \ . \ . + 0.20)^2 \approx 22.0.$$

Если значения μ выразить в процентах, то изменчивость соответственно равна 45.8 и 54.2.

Анализ изменчивости непрерывных признаков (a, b) также показал, что S_M обладает несколько повышенным показателем варьирования (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Изменчивость непрерывных признаков *Saussurea pulchella*

Популяция	Семянки					Хохолки				
	3	4	5		μ	7	8	9		μ
S_M	5	85	303	107	$\mu_1=3.06$	11	233	195	61	$\mu_2=3.24$
S_m		52	260	188	$\mu_3=2.72$		108	323	69	$\mu_4=2.66$

В табл. 1 показаны абсолютные частоты семянок и хохолков, линейные размеры которых находятся соответственно в пределах 2—6 и 6—10 мм. Если табличные меры разнообразия перевести в проценты, то получается

$$\mu_1—\mu_2 \quad 48.6—51.4,$$
$$\mu_3—\mu_4 \quad 50.6—49.4,$$

т. е. непрерывная изменчивость элементов (a, b) близка к отношению 1 : 1. Этот факт сам по себе интересен тем, что равная изменчивость частей плода как единой системы (семянка—хохолок) свидетельствует о стабильной сопряженности элементов (a, b). Основная функция хохолка как своеобразного летательного аппарата состоит в переносе семянок с помощью ветра (анемохория). Отношения $\mu_1 : \mu_2$ и $\mu_3 : \mu_4$, близкие к 1 : 1, являются, очевидно, оптимальными естественными факторами, обеспечивающими в природе процессы анемохории. Нами было замечено, что семянки, парашютируя, вращаются при падении строго в определенном направлении — только по часовой стрелке или против. В опыте со 100 семянками было установлено, что отношение лево- и правовращающихся (D—L-морф) семянок близко к 1 : 1.

Соотношения мер разнообразия (табл. 1) в ином порядке представляются (в %) в следующем виде:

$$\mu_1—\mu_3 \quad 52.9—47.1,$$
$$\mu_2—\mu_4 \quad 54.9—45.1,$$

т. е. показатель изменчивости у S_M больше такового у S_m. Семянки являются носителями черт «консерватизма», т. е. обладают несколько повышенной устойчивостью признаков.

О значительном сходстве S_M и S_m свидетельствует процентный состав элементов (a, b) и отношений a/b по соответствующим пределам варьирования (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Численный состав (в %) семянок и хохолков *Saussurea pulchella*

Популяция	V	Семянки		Хохолки		Отношения $a : b$	
		длина, мм	%	длина, мм	%	основной предел	%
S_M	11	4—5 3—4—5	82.0 99.0	7—8 7—8—9	85.6 97.8	0.50—0.57	50.2
S_m	9	4—5 3—4—5	89.6 100.0	7—8 7—8—9	86.2 100.0	0.50—0.57	49.6

Примечание. V — число вариант $a \to b$ в статистической совокупности.

В таксономических диагнозах Липшица (1962) длина семянок указывается в пределах 3.5—4, а хохолков — 7—8 мм. Для семянок и хохолков нами приводится более точное определение.

Отношения a/b основного предела 0.50—0.57 имеют практически одинаковую частоту, т. е. по данному параметру сходство популяций S_M и S_m равно 1. По другим параметрам сходство популяций близко к 1 или почти равно 1 (табл. 2). Модальным отношением является $a/b=4/8=0.50$ ($n > 35$ %). Напрашивается вывод о том, что хохолок, вдвое превышающий по своей длине семянку, является оптимальным для вида.

В изучении изменчивости непрерывных признаков (a, b) нами применен индекс разнообразия (H-функция), заимствованный из теории информации. H-функция задана известной формулой Шеннона в общем виде

$$H = -\sum_{i=1}^{m} p_i \log_2 p_i,$$

где p_i — частота соответствующего признака. H-функцией мы воспользовались ранее с приведением основных формул при изучении таксономического значения варьирования размеров мерикарпиев у борщевиков (Басаргин и др., 1978).

В наших статистических распределениях две переменные величины (a, b) имеют показатели при ширине разрядов $\Delta a=1$ мм; $\Delta b=1$ мм. Предварительно были составлены матрицы из элементов $p_{ij} \log_2 p_i p_j$ для расчета функций H_a, H_b, $H_{a,b}$, $I_{a,b}$.

Результаты вычислений параметров изменчивости непрерывных признаков (a, b) S_M и S_m (табл. 3) отражают близкие значения мер разнообразия, но, как

ТАБЛИЦА 3

Меры разнообразия и взаимозависимости линейных размеров семянок и хохолков *Saussurea pulchella*

Популяция	H_a	H_b	$H_{a,b}$	$I_{a,b}$	K_0	K_1
S_M	0.942	0.974	1.907	0.010	0.026	0.005
S_m	0.943	0.886	1.784	0.046	0.050	0.026

Примечание. H_a, H_b, $H_{a,b}$ — меры разнообразия; $I_{a,b}$, K_0, K_1 — меры взаимозависимости; a — семянки, b — хохолки.

и следовало ожидать, меры взаимозависимости ($a \rightarrow b$) выше у субпопуляции S_m, хотя показатели для S_M и S_m отличаются друг от друга только сотыми долями, что в принципе не разделяет S_M и S_m. По признаку (d) различия не обнаружены.

Таким образом, можно сделать вывод о том, что варьирование количественных признаков *S. pulchella* в рассматриваемых географических пределах укладывается в определенные рамки фенетической изменчивости. Хотя изменчивость исследуемых признаков может в совокупности определяться как наследственными, так и ненаследственными факторами (модификации), генетическое равновесие изученной субпопуляции поддерживается на высоком уровне. Описание многих разновидностей и форм *S. pulchella*, как указывалось выше, основывалось преимущественно на наблюдениях лабильности, значительной пластичности вегетативной сферы, особенно листьев. Специфика изменчивости карпологических признаков (главным образом непрерывной изменчивости) свидетельствует о невысоком уровне внутривидовой морфодифференциации. Гомоморфность по генеративным признакам популяций *S. pulchella* в дальневосточной части ареала можно рассматривать как свидетельство того, насколько были искусственны в литературе описания разновидностей и форм по вариабельным признакам вегетативной системы растений. Эти описания разновидностей и форм таксономического значения не имеют, так как особенности изменчивости количественных признаков фактически обнаруживают однородность наследственной изменчивости популяций *S. pulchella*. Популяционный гомеостаз не нарушается разнообразием морфодифференциации вегетативной системы растений. Высокая степень пластичности (флуктуаций) вегетативной системы вида говорит о широких и весьма гибких взаимоотношениях в системе генотип—среда—фенотип. Этот фактор несомненно отражает реальную картину жизненных возможностей адаптивного механизма вида, его генетической программы на современном этапе эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

Басаргин Д. Д. Линейные соотношения дорзальных масляных канальцев мерикарпиев у видов рода Борщевик (*Heracleum* L.) Дальнего Востока и Северной Америки. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 6, с. 896—903. — *Басаргин Д. Д.* Таксономия двух видов рода *Saussurea* (*Asteraceae*) Камчатской области. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 5, с. 596—603. — *Басаргин Д. Д., Горовой П. Г., Сёмкин Б. И.* Таксономическая характеристика размеров мерикарпиев у борщевиков *Heracleum* L. Дальнего Востока и Северной Америки. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 12, с. 1766—1774. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Животовский Л. А.* Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. — Журн. общ. биологии, 1979, т. 40, № 4, с. 587—602. — *Животовский Л. А.* Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам. — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 38—44. — *Животовский Л. А.* Интеграция полигенных систем в популяциях. Проблемы анализа комплекса признаков. М.: Наука, 1984. 181 с. — *Липшиц С. Ю.* Род *Saussurea* и его представители в СССР. — Тр. МОИП, 1960, т. 3, с. 171—192. — *Липшиц С. Ю.* Род Соссюрея, Горькуша — *Saussurea* DC. — В кн.: Флора СССР. Т. 27. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 361—535. — *Липшиц С. Ю.* Род *Saussurea* DC. (*Asteraceae*). Л.: Наука, 1979. 282 с. — *Новоженов Ю. И.* Географическая изменчивость и популяционная структура вида. — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 78—90. — *Kitagawa M.* Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz: Cramer, 1979. 715 p. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington: Smithsonian Inst., 1965. 1067 p.

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО АН СССР, Владивосток.

Получено 11 X 1986.

ДК 581.55 : 582.918.3 Бот. журн., т. 73, № 1

Э. М. Гонтарь

ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *PRIMULA MACROCALYX* (*PRIMULACEAE*) В СВЯЗИ С ГЕТЕРОСТИЛИЕЙ

E. M. GONTAR. CHARACTERISTICS OF *PRIMULA MACROCALYX* (*PRIMULACEAE*) COENOPOPULATIONS IN CONNECTION WITH HETEROSTYLY

Изучено 9 ценопопуляций *Primula macrocalyx* в Хакасии. Установлено, что в трех из них доминировала длинностолбчатая форма, в двух — короткостолбчатая, в четырех — частота встречаемости обеих форм была одинакова. В одной ценопопуляции выделено 5 % особей равностолбчатой формы.

Длина столбика у короткостолбчатой формы варьирует больше, чем у длинностолбчатой; количество аскорбиновой кислоты в листьях, наоборот, у короткостолбчатой формы варьирует меньше, чем у длинностолбчатой. В четырех ценопопуляциях у короткостолбчатой формы длина завязи была значительно меньше, чем у длинностолбчатой.

В большинстве исследованных ценопопуляций показатели семенной (число цветков, плодов, семяпочек, семян на особь) и вегетативной (размеры и масса листьев, величина и масса подземных органов) продуктивности у обеих форм оказались почти одинаковыми. Разница в содержании аскорбиновой кислоты в листьях длинно- и короткостолбчатой форм недостоверна.

Естественные популяции гетероморфных видов могут быть представлены самонесовместимыми разностолбчатыми формами растений (Дарвин, 1948; Фегри, ван дер Пэйл, 1982; Айала, 1984). Для длинностолбчатой формы, у которой цветки имеют длинный столбик и короткие тычинки, Ч. Дарвин (1948) ввел термин «pin», для короткостолбчатой формы с коротким столбиком и длинными тычинками — «thrum». Столбик длинностолбчатой формы почти вдвое длиннее столбика короткостолбчатой формы. Рыльце длинностолбчатой формы находится в зеве венчика или выдается непосредственно над ним и поэтому видно снаружи, оно выступает высоко над пыльниками, которые расположены ниже, доходя до середины длины трубки венчика. Длинностолбчатые цветки имеют более крупные рыльца, более мелкие пыльцевые зерна и короткие тычинки. У короткостолбчатой формы пыльники прикреплены у зева венчика и поэтому расположены над рыльцем, которое находится на уровне середины трубки венчика. У короткостолбчатой формы мелкие клетки рыльца и более крупные пыльцевые зерна. Установлено, что лучшие результаты получаются при переопылении растений с разными формами цветков («pin»×«thrum» или «thrum»×«pin») — легитимное, совместимое опыление. При опылении растений с одинаковыми формами цветков («pin»×«pin» или «thrum»×«thrum») семена почти не завязывались или были мало жизнеспособны (иллегитимное, несовместимое опыление). Известно, что между гетеростильными формами существуют физиологические различия. Ряд авторов связывают реакцию несовместимости с наличием в ткани рылец специфических веществ — флавонов (Moewus, 1950; Shivanna et al., 1981), тритерпеновых гликозидов (Турсунов, Матюнина, 1982), белков (Линевич, 1979). При самоопылении у короткостолбчатой формы подавление роста пыльцевых трубок происходит на самом рыльце, у длинностолбчатой — в тканях столбика. Пероксидаза присутствовала в тканях рыльца и тканях столбика в случае иллегитимного и отсутствовала в случае легитимного опыления (Carraro et al., 1985).

В природе происходит в основном перекрестное опыление между разностолбчатыми формами, именно поэтому в естественных популяциях обе формы встречаются приблизительно с одинаковой частотой (Айала, 1984). Однако равновесие может нарушаться в сторону увеличения одной из форм (Casper, Charnov, 1982).

В больших выборках природных популяций можно встретить смешанные формы. Так, у *Primula vulgaris* в дикорастущей популяции, расположенной в юго-западной части Англии, была обнаружена равностолбчатая форма с длинными столбиками и длинными тычинками (Piper et al., 1984). В популяциях этого вида при перекрестном опылении длинно-, коротко- и равностолбчатые особи образуют одинаковое число семян. При перекрестном опылении лучше всего семена завязываются в случае попадания крупной пыльцы короткостолбчатой формы на крупные клетки рыльца длинно- и равностолбчатой форм (Дарвин, 1948; Piper et al., 1984).

Изучение структуры популяций гетеростильных энтомофильных видов по признакам самонесовместимости и самофертильности показало, что степень самонесовместимости в разных популяциях различна и может варьировать от полностью самонесовместимых до практически самосовместимых — самофертильных растений. Частота встречаемости самофертильных растений мала и варьирует в разных популяциях (Шумный и др., 1978; Коваленко и др., 1980). Считается, что реакция самонесовместимости может модифицироваться условиями среды в период опыления — оплодотворения (Первухина, 1970; Айала, 1984; Гречиха как источник флавоноидов, 1985). Известны случаи появления большого числа видов с аллогамным типом опыления в условиях Арктики (Первухина, 1970; Фегри, ван дер Пэйл, 1982). Авторы считают, что самонесовместимость является правилом и обусловлена структурой цветка, но если не произошло перекрестного опыления под влиянием неблагоприятных факторов, то становится возможным самоопыление. Подобную возможность возникновения автогамного типа опыления в результате подавления эффекта самонесовместимости объясняют влиянием экстремальных условий обитания вида.

Primula macrocalyx Bunge принадлежит к числу малоизученных видов из рода *Primula*. К наиболее изученным видам этого рода можно отнести европейские виды. *Primula macrocalyx* — центральноазиатский вид, географически замещает европейский вид *Primula veris* L. *P. macrocalyx* отличается от *P. veris* только величиной чашечки цветка. Чашечка цветка у *P. macrocalyx* разрастается еще до цветения, а у *P. veris* — только во время формирования плодов.

В данной работе нами впервые проведены обследования ценопопуляций первоцвета крупночашечного на территории Хакасии. В задачу исследований входило: изучить структуру ценопопуляций по соотношению гетеростильных форм, провести сравнительный анализ гетеростильных форм по морфологическим признакам и содержанию аскорбиновой кислоты, определить по коэффициенту вариации степень изменчивости морфологических признаков цветка, элементов семенной (число цветков, плодов, семяпочек, семян), вегетативной (число, величина, масса надземных и подземных органов) продуктивности и содержания аскорбиновой кислоты в листьях у длинно- и короткостолбчатых форм.

Под ценопопуляцией мы понимаем совокупность особей вида, произрастающих в определенном типе фитоценоза. Для определения соотношения гетеростильных форм в разных ценопопуляциях просматривали от 120 до 530 средневозрастных генеративных особей в фазе цветения. Учитывали особи коротко-, длинно- и равностолбчатые. Биометрические данные получали в результате измерения 50 средневозрастных генеративных особей каждой формы. Возраст растений определяли по сохранившимся междоузлиям и остаткам побегов на корневищах (Работнов, 1950). Аскорбиновую кислоту определяли иодометрическим методом у 25—30 особей длинно- и короткостолбчатой форм (Сапожникова, Дорофеева, 1966).

В обследованных девяти ценопопуляциях соотношение гетеростильных форм оказалось разным (табл. 1). В ценопопуляциях № 1 и 2 доминировали короткостолбчатые особи, в ценопопуляциях № 5, 8, 9 преобладали длинностолбчатые,

ТАБЛИЦА 1

Численность разностолбчатых форм в ценопопуляциях *Primula macrocalyx*

Ценопопуляция	Место сбора растений	Число исследованных особей	Численность, %	
			Д	К
№ 1	Березово-лиственничный осоково-разнотравный лес (Ширинский р-н, пос. Туим)	533	42	58
№ 2	Березняк кустарниково-разнотравно-осоковый (ст. Шира)	449	40	60
№ 3	Березняк кустарниково-высокотравный, вырубка (ст. Шира)	120	49	46 *
№ 4	Лиственнично-березовый осоково-разнотравный лес (пос. Туим)	135	45	55
№ 5	Березняк кустарниково-разнотравно-осоковый (Боградский р-н, г. Боград)	130	60	40
№ 6	Лиственнично-березовый осоково-разнотравный лес (пос. Катюшкино)	374	48	52
№ 7	Березняк кустарниково-разнотравно-осоковый (Орджоникидзевский р-н, д. Копьево)	370	51	49
№ 8	Злаково-разнотравный луг около леса (д. Копьево)	500	60	40
№ 9	Злаково-разнотравный луг около леса и вспаханного поля (пос. Большой Сютик)	320	59	41

Примечание. * — разностолбчатая форма, Д — длинностолбчатая, К — короткостолбчатая. № 1—9 — номера мест обитания или номера ценозов.

а в ценопопуляциях № 3, 4, 6, 7 частота встречаемости длинно- и короткостолбчатой форм оказалась почти равной. В ценопопуляции № 3 обнаружены растения, которые по длине столбика и тычинок приближаются к равностолбчатой форме. Они составляли 5 % от общего числа особей. Длина завязи у короткостолбчатой формы в ценопопуляциях № 3, 5—7 была значительно меньше, чем у длинностолбчатой. Разница достоверна при значении $t > 3$ (табл. 2). В ценопопуляциях № 1 и 2 длина завязей у коротко- и длинностолбчатой форм почти равна. В ценопопуляции № 4 длина завязи у короткостолбчатых особей оказалась больше, чем таковая у длинностолбчатых.

У длинностолбчатой формы длина столбика и высота тычинок равнялась 1.3—1.6, 0.5—0.7 см; у короткостолбчатой — 0.6—0.8 и 1.1—1.4 см; у равностолбчатой — 1.0—1.1 и 0.8—0.9 см соответственно. По длине столбика и высоте тычинок равностолбчатая форма занимает промежуточное положение между длинно- и короткостолбчатой формами. Столбик у длинностолбчатой формы в 1.6—2.0 раза длиннее таковых короткостолбчатой формы. Высота тычинок у короткостолбчатой формы в 2 раза превышает высоту тычинок длинностолбчатой. У длинностолбчатой формы длина столбика в разных ценопопуляциях колебалась от 1.16 до 1.29 см; у короткостолбчатой — от 0.62 до 0.73 см.

В большинстве случаев разница в числе цветков, плодов, семяпочек, семян на особь, числе семяпочек, семян в плоде у гетеростильных форм разных ценопопуляций оказалась недостоверной. В ценопопуляции № 1 у короткостолбчатых особей завязывалось в плодах больше семян, чем у длинностолбчатых. В ценопопуляции № 2 у этой же формы образовалось больше семяпочек в плоде, чем у длинностолбчатой формы.

Условия местообитания оказывают значительное влияние на реальную и потенциальную семенную продуктивность (табл. 3). Коэффициент семенной продуктивности (отношение числа семян к числу семяпочек, выраженное в процентах) у растений обеих форм, собранных в окр. г. Боград, оказался низким. У растений, собранных в березово-лиственничном осоково-разнотравном

ТАБЛИЦА 2

Морфологическая характеристика элементов цветка и семенная продуктивность двух форм *Primula macrocalyx*

Ценопопуляция	Длина, см		Число на особь		Число на плод	
	столбика	завязи	цветков	плодов	семяпочек	семян
№ 1	1.16±0.009 / 0.65±0.008	0.67±0.008 / 0.67±0.005	6.2±0.2 / 6.3±0.3	5.4±0.3 / 5.9±0.3	42.6±0.7 / 44.4±0.6	40.8±0.9 / 43.0±0.7
	$t=42.5$	$t<0.1$	$t=0.28$	$t=1.19$	$t=1.96$	$t=6.1$
№ 4	1.16±0.009 / 0.73±0.009	0.59±0.007 / 0.61±0.009	7.5±0.5 / 6.8±0.4	6.4±0.4 / 5.8±0.4	36.5±0.9 / 40.9±1.1	35.5±1.1 / 36.8±1.6
	$t=33.9$	$t=1.75$	$t=1.09$	$t=1.05$	$t=3.10$	$t=0.67$
№ 5	1.21±0.01 / 0.71±0.003	0.56±0.002 / 0.46±0.001	7.9±0.5 / 6.7±0.5	4.5±0.5 / 3.2±0.3	55.8±2.5 / 50.6±3.0	49.3±2.0 / 44.4±2.7
	$t=47.89$	$t=44.84$	$t=5.36$	$t=2.24$	$t=1.33$	$t=1.46$
№ 6	1.23±0.009 / 1.72±0.008	0.70±0.001 / 0.72±0.001	8.5±0.6 / 9.4±0.5	7.1±0.5 / 7.6±0.6	39.6±0.8 / 41.0±0.7	37.2±1.0 / 38.0±1.2
	$t=42.5$	$t=14.28$	$t=1.15$	$t=0.64$	$t=1.24$	$t=0.51$
№ 7	1.29±0.009 / 0.62±0.003	0.29±0.001 / 0.24±0.001	5.1±0.5 / 6.2±0.4	3.3±0.3 / 4.1±0.4	49.6±2.5 / 50.2±2.9	41.2±2.9 / 37.9±2.2
	$t=70.5$	$t=35.7$	$t=1.72$	$t=1.6$	$t=0.16$	$t=0.91$
№ 8	1.27±0.001 / 0.66±0.002	0.29±0.001 / 0.24±0.001	5.5±0.3 / 5.7±0.6	3.9±0.4 / 4.2±0.4	42.3±1.9 / 41.2±2.1	38.3±2.2 / 37.2±2.6
	$t>100$	$t=35.7$	$t=0.30$	$t=0.53$	$t=0.39$	$t=0.32$
№ 9	1.25±0.005 / 0.70±0.003	0.27±0.001 / 0.20±0.001	5.8±0.4 / 5.3±0.5	3.5±0.4 / 3.2±0.2	55.6±3.6 / 50.8±6.8	47.7±2.6 / 40.4±3.8
	$t=94.8$	$t=70.0$	$t=0.40$	$t=0.40$	$t=0.62$	$t=1.59$

Примечание. В этой и последующих таблицах в числителе — длинностолбчатая форма, в знаменателе — короткостолбчатая.

ТАБЛИЦА 3

Семенная продуктивность разностолбчатых особей *Primula macrocalyx*

Ценопопуляция	Число семяпочек на особь, шт.		Число семян на особь, шт	
	Д	К	Д	К
№ 1	233.3±22.0	243.3±21.2	188.1±25.9	235.4±18.7
	$t=0.33$		$t=1.47$	
№ 4	262.0±17.4	280.7±17.3	218.0±16.8	258.2±19.1
	$t=0.75$		$t=1.58$	
№ 5	441.8±36.3	360.3±31.6	177.8±26.6	136.9±14.3
	$t=1.69$		$t=1.35$	
№ 6	270.4±20.2	363.2±22.8	209.8±21.5	222.3±19.9
	$t=3.1$		$t=0.43$	
№ 7	290.5±25.7	290.0±25.7	147.3±31.8	136.4±24.7
	$t<0.1$		$t=0.27$	

(пос. Туим) и лиственнично-березовом осоково-разнотравном (пос. Катюшкино) лесу, коэффициент семенной продуктивности значительно выше, чем в других местах сбора. Длина завязи, число цветков, число плодов у обеих форм растений, произрастающих в пределах Орджоникидзевского р-на (лесостепной пояс), оказались меньшими, чем у растений из Боградского и Ширинского районов (подтаежный пояс) (табл. 2). Как показали наши дальнейшие исследования, гетеростильные растения первоцвета крупночашечного из разных ценопопуляций не имели достоверных различий и по другим морфологическим признакам — числу, величине листьев, высоте цветоноса, величине корневища, числу придаточных корней, массе надземных и подземных органов (табл. 4). Возраст особей в генеративном состоянии у обеих форм в пределах одной и той же ценопопуляции был одинаков.

ТАБЛИЦА 4

Морфологическая характеристика и продуктивность гетеростильных растений *Primula macrocalyx*

Признак	Березово-лиственничный осоково-разнотравный лес (пос. Туим)	Березняк осоково-разнотравный (д. Копьево)	Березняк с осиной кустарниково-разнотравно-осоковый (пос. Большой Сютик)	Лиственнично-березовый осоково-разнотравный лес (пос. Катюшкино)	Березняк кустарниково-разнотравно-осоковый (г. Боград)
Возраст, лет	8.9±0.3 / 9.5±0.3	8.5±0.2 / 9.0±0.1	7.1±0.4 / 7.2±0.3	6.4±0.2 / 6.4±0.1	6.9±0.3 / 6.4±0.4
Листья:					
число, шт	6.9±0.2 / 7.3±0.3	4.7±0.3 / 4.5±0.4	7.3±0.3 / 7.2±0.5	6.0±0.6 / 5.3±0.5	4.0±0.2 / 3.6±0.2
длина, см	10.0±0.4 / 9.7±0.5	13.8±0.8 / 13.2±0.7	16.2±0.7 / 18.4±0.9	17.0±1.1 / 17.4±0.9	14.8±0.3 / 14.5±0.3
ширина, см	3.3±0.1 / 3.3±0.2	6.2±0.2 / 5.9±0.2	5.7±0.3 / 5.9±0.4	5.9±0.3 / 5.5±0.1	7.0±0.2 / 8.1±0.3
Высота цветоноса, см	23.7±0.6 / 24.0±0.5	24.6±1.6 / 24.2±1.3	35.4±1.1 / 34.6±0.8	22.7±0.9 / 24.0±1.2	32.2±1.1 / 33.5±0.9
Длина корневища, см	2.4±0.1 / 2.5±0.2	3.6±0.2 / 3.3±0.1	2.7±0.1 / 2.9±0.2	3.0±0.2 / 2.8±0.3	3.5±0.1 / 3.5±0.2
Число придаточных корней	32.8±1.1 / 32.3±1.7	37.5±1.8 / 42.3±3.5	37.0±2.8 / 35.0±2.9	42.8±3.4 / 41.9±3.1	31.2±1.1 / 30.4±1.1
Масса, г *:					
листьев	3.1±0.3 / 3.1±0.2	5.9±0.3 / 6.1±0.4	6.4±0.4 / 6.1±0.4	4.0±0.4 / 3.9±0.1	7.2±0.3 / 6.6±0.4
цветоноса	1.4±0.1 / 1.4±0.3	1.2±0.3 / 1.3±0.1	1.8±0.2 / 1.5±0.1	1.3±0.1 / 1.4±0.1	2.2±0.2 / 2.3±0.2
корневища	1.3±0.1 / 1.4±0.2	1.1±0.1 / 1.0±0.2	1.1±0.1 / 0.8±0.1	1.6±0.2 / 1.5±0.3	1.8±0.1 / 1.8±0.1
придаточных корней	2.3±0.3 / 2.4±0.1	2.2±0.2 / 2.1±0.1	2.1±0.1 / 2.1±0.1	2.4±0.1 / 2.4±0.2	3.8±0.2 / 4.0±0.2
соцветия	0.5±0.001 / 0.5±0.001	0.7±0.001 / 0.9±0.001	0.6±0.003 / 0.6±0.001	0.5±0.001 / 0.5±0.001	1.8±0.1 / 1.7±0.1

Примечание. * — масса свежесобранного сырья.

Определение содержания аскорбиновой кислоты в надземных органах гетеростильных растений первоцвета крупночашечного показало, что длинно- и короткостолбчатые особи имеют близкие показатели в пределах каждой ценопопуляции (табл. 5). Установлено, что в листьях, цветоносах и соцветиях растений в фазе бутонизации аскорбиновой кислоты содержится значительно больше, чем в фазе цветения. В фазе бутонизации очень большое количество аскорбиновой кислоты обнаружено в цветоносах и соцветиях, поэтому в этой фазе в качестве витаминного сырья могут использоваться не только листья, но и цветоносы с соцветиями (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Содержание аскорбиновой кислоты у разностолбчатых форм *Primula macrocalyx* (мг/100 г сырого сырья)

Ценопопуляция	Дата сбора	Фаза вегетации	Листья	Цветоносы	Соцветия
№ 1	25 V 84	Бутонизация	349.8±14.6 / 357.2±10.5	481.3±1.9 / 478.6±4.4	543.1±3.0 / 533.2±14.4
	18 VI 84	Цветение	288.5±18.7 / 276.1±6.2	230.4±14.6 / 237.6±8.7	210.8±5.4 / 212.4±5.7
№ 7	28 V 84	Бутонизация	351.1±18.6 / 361.0±31.0	375.8±1.3 / 373.6±2.4	537.0±1.3 / 542.4±11.0
	15 VI 84	Цветение	251.4±10.1 / 249.9±10.4	230.4±14.6 / 237.6±8.7	210.8±5.4 / 212.4±5.7
№ 9	16 VI 84	»	278.6±4.1 / 277.9±9.8	211.8±4.1 / 228.8±10.3	308.9±3.7 / 308.8±3.4
№ 5	24 VI 84	»	355.1±15.5 / 350.9±14.8	—	—

Сравнительный анализ цветущих растений в разных ценопопуляциях показал, что особи, собранные в окр. г. Бограда, содержат аскорбиновой кислоты в листьях больше (355.1, 350.8), чем особи, собранные в окр. пос. Туим (288.5, 276.1), в окр. д. Копьево (251.4, 249.9) и около пос. Большой Сютик (278.6, 277.9 мг%) (табл. 5).

При изучении изменчивости различных признаков обнаружено, что из элементов семенной продуктивности наиболее изменчивыми оказались такие признаки, как число цветков и число плодов (32—43.5), наименее изменчивыми — число семяпочек и число семян в плоде (22.8—27.0) (табл. 6). Из признаков, характеризующих величину надземных и подземных органов, наименее изменчивы длина цветоноса, длина придаточных корней, наиболее изменчивы массы листьев, цветоноса и подземных органов.

Коэффициент вариации длины столбика у короткостолбчатой формы оказался выше (15.6) такового у длинностолбчатой формы (9.6 %). Коэффициент вариации содержания аскорбиновой кислоты выше в листьях у длинностолбчатой формы (17.2), чем у короткостолбчатой (13.8 %).

В результате изучения девяти ценопопуляций первоцвета крупночашечного в Хакасии установлено, что в трех из них доминировала длинностолбчатая форма, в двух — короткостолбчатая, в четырех — частота встречаемости обеих форм одинакова. В одной ценопопуляции выделено 5 % особей равностолбчатой формы. Длина столбика длинностолбчатой формы в 1.6—2.0 раза превышает длину столбика короткостолбчатой формы, по высоте тычинок

коротколистбчатая форма, наоборот, в 2 раза превышает длинностолбчатую. Равностолбчатая форма по длине столбика и высоте тычинок занимает промежуточное положение между длинно- и короткостолбчатой формами.

В большинстве ценопопуляций длина завязи у длинностолбчатой формы оказалась больше, чем у короткостолбчатой. Длина столбика у короткостолбча-

ТАБЛИЦА 6

Коэффициент вариации морфологических признаков и содержания аскорбиновой кислоты в листьях разностолбчатых форм *Primula macrocalyx*

Признак	Коэффициент вариации, %		Признак	Коэффициент вариации, %	
	Д	К		Д	К
Длина:			Высота цветоноса	15.7	16.7
столбика	9.6	15.6	Длина корневища	21.6	21.2
завязи	24.2	22.7	Придаточные корни:		
Число:			длина	19.3	18.0
цветков	36.6	32.0	число	23.3	24.3
плодов	42.0	43.5	Масса:		
семяпочек	22.8	24.0	листьев	30.5	29.3
семян в плоде	24.2	27.0	цветоноса	24.0	24.7
Возраст, лет	17.0	16.0	корневища и придаточных корней	29.0	32.0
Листья:					
число	24.0	25.3	Содержание аскорбиновой кислоты в листьях	17.1	13.8
длина	21.0	20.0			
ширина	20.3	21.0			

той формы варьирует больше, чем у длинностолбчатой, а содержание аскорбиновой кислоты в листьях, наоборот, у короткостолбчатой формы варьирует меньше, чем у длинностолбчатой.

У большинства исследованных ценопопуляций показатели семенной (число цветков, число плодов, число семяпочек и семян на особь, число семян, число семяпочек в плоде) и вегетативной (величина, масса листьев, величина и масса подземных органов) продуктивности у особей обеих форм оказались почти одинаковыми.

Разница в содержании аскорбиновой кислоты в листьях длинно- и короткостолбчатой форм недостоверна.

ЛИТЕРАТУРА

Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М.: Мир, 1984. 230 с. — *Гречиха* как источник флаваноидов. Новосибирск: Наука, 1985. 95 с. — *Дарвин Ч.* Различные формы цветков у растений одного и того же вида. — Соч., т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948, с. 35—251. — *Коваленко В. И., Лаптев А. В., Шумный В. К.* Генетические и селекционные аспекты систем размножения насекомоопыляемых видов. — Генетика, 1980, т. 16, № 8, с. 1459—1465. — *Линевич Л. И.* Лектины и углевод-белковое узнавание на разных уровнях организации живого. — Успехи биол. химии, 1979, т. 20, с. 71—94. — *Первухина Н. В.* Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука, 1970. 169 с. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл травянистых растений. — В кн.: Геоботаника. Вып. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 7—204. — *Сапожникова Е. В., Дорофеева Л. С.* Определение аскорбиновой кислоты в окрашенных растительных экстрактах иодометрическим методом. — В кн.: Консервная и овощесушильная промышленность. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 1966, № 5, с. 29—31. — *Турсунов Д. Ю., Матюнина Т. Е.* Локализация тритерпеновых гликозидов в генеративных органах некоторых сапониноносных растений Средней Азии. — ДАН УзССР, 1982, № 1, с. 41—42. — *Фегри К., Пэйл Л. ван дер.* Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 357 с. — *Шумный В. К., Коваленко В. И., Квасова Э. В., Колосова Л. Д.* Некоторые генетические и селекционные аспекты системы размножения у растений. — Генетика, 1978, т. 14, № 1, с. 27—35. — *Carraro L., Lombardo G., Gerola F. M.* Electron-cytochemical localization of peroxidase in self- and cross-pollinated styles of *Primula acaulis*. — Cariologia, 1985, vol. 38,

N 1, p. 83—94. — *Casper B. B.*, *Charnov E. L.* Sex allocation in heterostylous plants. — J. Theor. Biol., 1982, vol. 96, N 2, p. 143—149. — *Moewus F.* Zur Physiologie und Biochemie der Selbststerilitat bei Forsythia. — Biol. Zentralblatt, 1950, Bd 69, N 1, S. 81—197. — *Piper J. G.*, *Charlesworth B.*, *Charlesworth D.* A hight rate of self fertilization and increased seed fertility of homostyle primroses. — Nature, 1984, vol. 310, N 5972, p. 50—51. — *Shivanna K. R.*, *Heslop-Harrison J.*, *Heslop-Harrison V.* Heterosstyly in *Primula.* 2. Site of pollen inhibition and effect of pistil constituents on compatible and incompatible pollen tube growth. — Protoplasma, 1981, vol. 107, N 3—4, p. 319—337.

Центральный сибирский ботанический сад,
Новосибирск.

Получено 22 V 1986.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК (005) : 582.717(571.56)

Л. И. Малышев

НОВЫЙ ВИД РОДА *SAXIFRAGA* (*SAXIFRAGACEAE*) ИЗ ЯКУТИИ

L. I. MALYSCHEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *SAXIFRAGA* (*SAXIFRAGACEAE*) FROM YAKUTIA

Описан новый вид камнеломки *Saxifraga cismagadanica* из Томпонского р-на Якутии, родственный *S. svetlanae* с Дальнего Востока.

В 1984 г. экспедиционный отряд Центрального сибирского ботанического сада под руководством Н. М. Большакова работал в Томпонском р-не Якутской АССР. Около тракта от пос. Теплый Ключ на Магадан участники отряда собрали на хр. Сетте-Дабан серию гербарных образцов нового вида камнеломки. Он назван камнеломкой предмагаданской.

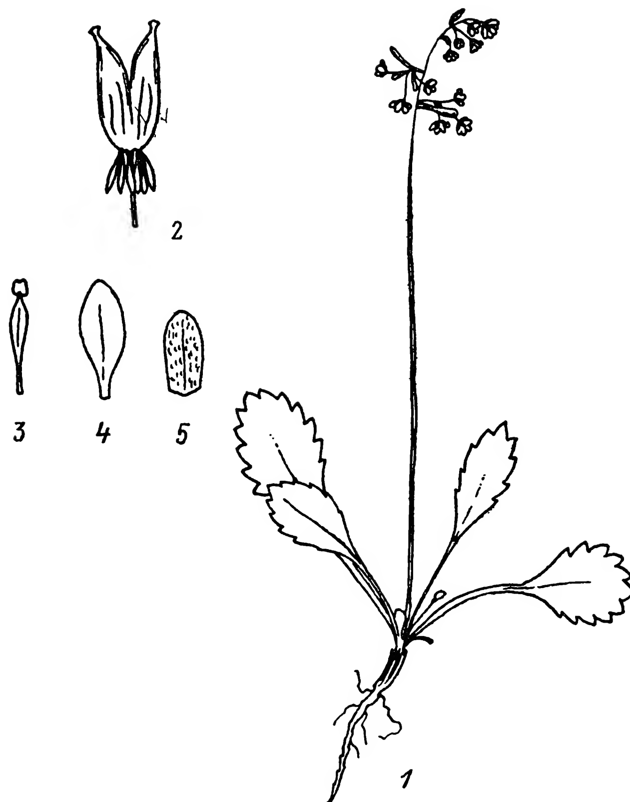
Saxifraga cismagadanica Malyschev sp. nov. — Rhizoma repens tenuis adscendens. Folia radicalia obovata, dentata, basi longe cuneata, sensim in petiolum lamina subaequilongum attenuata, marginibus pilis mollibus, laminae faciebus duabus glabris vel cum pilis sparsis. Caules aphylli, 5—20 cm alti, pilis sparsis capituliformis tecti. Inflorescentia panicea, ramis violaceis vel subviridibus, pilis capituliformibus tectis. Bracteae parvae lanceolatae. Ovarium superum. Sepala inter se non connata, 1.3—2 mm longa, violacea vel subviridia, anguste ovoidea, post anthesim deflexa. Petala sepalis 1.5-plo longiora, anguste elliptica, 2.5 mm longa, viridulo-alba, superne rarius subviolacea, 1 vel 3 nervis. Stamina petalis paulo breviora, erecta, post anthesim longiora deflexa, antheris fusco-violaceis, filamentis albis vel violaceis, anguste claviformibus. Capsula anguste elliptica, ad 1/4—1/3 longitudine bifurcata, violacea vel subviridis, stylis ca. 0.5 mm lg. Semina oblonga, utrinque dentata, ca. 1 mm lg. (Fig.).

T y p u s: Yakutia, districtus Tomponskij, via in 75 km ex oppidulo Teplyj Kljucz ad urbem Magadan, flumen Rossomacha, infra rupi humida bryosa, 19 VII 1984, legit E. Rybinskaya, No. 1215 (flores et capsulae) [LE, isotypus NS].

P a r a t y p i: Ibidem: in 40 km ex oppidulo Teplyj Klucz via ad urbem Magadan, in expositionibus rupestribus, 9 VII 1984, O. Nikiforova, No. 606 (fructiferentia); in 52 km ex oppidulo Teplyj Klucz ad urbem Magadan, jugum Sette-Daban ad rivi ripam petrosam muscosamque, 16 VII 1984, N. Bolschakov, No. 1015 (fructiferentia); in 75 km ex oppidulo Teplyj Klucz via ad urbem Magadan, in declivio muscoso prope rivum, 19 VII 1984, E. Rybinskaya, No. 1259 (florescentia).

A f f i n i t a s. A *S. svetlanae* Worosch. ex jugo Dshugdshur in Oriente Extremo rhizomatibus longis, foliis tenuibus obovatis (non rhomboideo-rotundis), petiolis longis, faciebus foliorum laminae sine pubescentia glandulosa, capsulae stylis tenuibus differt.

Корневище ползучее, тонкое, восходящее. Прикорневые листья, обратнояйцевидные, зубчатые, с длинноклиновидным основанием, постепенно переходящим в черешок более или менее равный по длине пластинке, по краям с мяг-



Saxifraga *cismagadanica*.

1 — общий вид, *2* — коробочка с отогнувшимися книзу тычинками, *3* — тычинка, *4* — лепесток, *5* — чашелистик.

кими волосками, на обеих поверхностях пластинки голые или рассеянно-волосистые. Стебли безлистные, 5—20 см выс., рассеянно покрытые головчатыми волосками. Соцветие метельчатое, с покрытыми головчатыми волосками фиолетовыми веточками. Прицветники мелкие, ланцетные. Завязь верхняя. Чашелистики несросшиеся, 1.3—2 мм дл., фиолетовые или почти зеленые, узкояйцевидные, после цветения отогнутые. Лепестки в 1.5 раза длиннее чашелистиков, узкоэллиптические, около 2.5 мм дл., зеленовато-белые, вверху иногда слегка фиолетовые, с 1 или 3 жилками. Тычинки немного короче лепестков, после цветения удлиняющиеся, отогнутые, с темно-фиолетовыми пыльниками, с белыми или фиолетовыми, узкобулавовидными нитями. Коробочка узкоэллиптическая, на 1/—1/3 длины раздвоенная, фиолетовая или почти зеленая, со столбиками около 0.5 мм дл. Семена продолговатые, на обоих концах заостренные, около 1 мм дл. (см. рисунок).

Тип: Якутия, Томпонский р-н, в 75 км от пос. Теплый Ключ по дороге на Магадан, р. Рассомаха, под сырой замшелой скалой, 19 VII 1984, собрала Е. Рыбинская, № 1215 (цветки и коробочки).

Исследованные образцы. Там же, в 40 км от пос. Теплый Ключ по дороге на Магадан, на скалистых обнажениях, 9 VII 1984, собрала О. Никифорова, № 606 (плодоношение); в 52 км от пос. Теплый Ключ по дороге на Магадан, хр. Сетте-Дабан, на каменистом замоховелом берегу ручья, 16 VII 1984, собрал Н. Большаков, № 1015 (плодоношение); в 75 км от пос. Теплый Ключ по дороге на Магадан, на моховом склоне около ручья, 19 VII 1984,

Е. Рыбинская, № 1259 (цветение); в 130 км восточнее пос. Хандыга, р. Атыыр-Баса (приток р. Восточная Хандыга), на горном склоне, 20 VII 1969, Т. Галактионова (цветение).

Родство. От *S. svetlanae* Worosch. с хр. Джугджур на Дальнем Востоке (Ворошилов, 1977) отличается длинными корневищами, тонкими обратнояйцевидными (не ромбовидно-округлыми) листьями с длинными черешками, поверхностями листовых пластинок без железистого опушения, тонкими столбиками коробочки.

Менее близкие виды — *S. staminosa* Schlothgauer et Worosch. с Дальнего Востока (Ворошилов, Шлотгауэр, 1972), *S. lyallii* Engl. и *S. reflexa* Hook. из Северной Америки.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. Новый вид камнеломки с хребта Геран. — Бюл. ГБС, 1977, вып. 103, с. 39—40. — *Ворошилов В. Н., Шлотгауэр С. Д.* Новая камнеломка с хребта Джугджур. — Бюл. ГБС, 1972, вып. 85, с. 45—46.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск.

Получено 13 IV 1987.

УДК (005) : 582.594.2(597)

Бот. журн., т. 73, № 1

Л. В. Аверьянов

НОВЫЕ ВИДЫ И НОМЕНКЛАТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СЕМЕЙСТВЕ *ORCHIDACEAE* ФЛОРЫ ВЬЕТНАМА

L. V. AVERYANOV. NEW SPECIES AND NOMENCLATURAL CHANGES IN THE *ORCHIDACEAE* FAMILY OF VIETNAMESE FLORA

Описывается 5 новых видов и предлагается 4 новых названия для видов орхидных флоры Вьетнама.

Eria foetida Aver. sp. nov. — Planta epiphytica. Caulis carnosus, clavatus, apice mono-tetraphyllus, 4—12 cm altus, 0.3—1 cm crassus. Folia lanceolata, apice acutiuscula, (4) 6—10 (12) cm longa, 0.8—1.2 cm lata. Inflorescentia uni-triflora, rachide, pedicello ovarioque albo-tomentosis; bracteae glabrae, lucide luteae ovatae, 6—8 mm longae, 4—6 mm latae; flores 12—14 mm in diam., lutei vel viridulo-lutei, odore ingrato; sepalis extus tomentosis, apice acuminatis, 8—10 mm longis, petalis lateralibus glabris, apice obtusiusculis, 8—10 mm longis, labello medio carnose bicarinato, trilobo, 5—6 mm longo, 5—6 mm lato, lobis lateralibus semiorbicularibus, medio angusto protracto, apice obtuso piloso, margine ciliato. Pollinia 8. Floret Martio—Aprili. Fig. 1.

Species ad sect. *Cylindrolobus* Blume pertinet et *Eriae truncatae* Lindl. et *E. cristatae* Rolfe maxime affinis est, a quibus floribus luteis necnon forma ac ornamentatione labelli differt.

Растение эпифитное. Стебель мясистый, булавовидный, на верхушке с 1—4 листьями, 4—12 см выс., 0.3—1 см толщ. Листья ланцетные, на верхушке островатые, (4) 6—10 (12) см дл. и 0.8—1.2 см шир. Соцветие 1—3-цветковое, ось соцветия, цветоножка и завязь беловойлочно-опушенные; прицветники голые, ярко-желтые, яйцевидные, 6—8 мм дл. и 4—6 мм шир.; цветки 12—14 мм в диам., желтые или зеленовато-желтые, с неприятным запахом; лепестки наружного круга снаружи войлочно-опушенные, на верхушке заостренные, 8—

10 мм дл.; боковые лепестки внутреннего круга голые, на верхушке туповатые, 8—10 мм дл.; губа в центре с двумя мясистыми килями, 3-лопастная, 5—6 мм дл. и 5—6 мм шир., боковые доли ее полуокруглые, средняя доля узкая, вытянутая, на верхушке тупая, опушенная, по краю реснитчатая. Поллинии в числе 8. Цветет в марте—апреле. Рис. 1.

Вид относится к sect. *Cylindrolobus* Blume и наиболее близок к *Eria truncata* Lindl. и *E. cristata* Rolfe, от которых отличается желтыми цветками, формой и орнаментом губы.

Typus («Vietnam, N 15 (Sp. N 4), 1981, sine coll., sine loc.») — LE.

Paratypus («Vietnam, Prov. Vinh Phu, Tamdao. N 4466. 7 IV 1965, sine coll.») — HN.

Eria obscura Aver. sp. nov. — Planta epiphytica. Caulis carnosus, cylindricus vel clavatus, apice mono-triphyllus, 5—8 cm altus, ca 0.5 cm crassus. Folia lanceolata, carnosa, rigida, carinata, interdum arcuata, purpureo-vel fusciduло-marginata, apice acutiuscula, (1.5) 2—6 (7) cm longa et 4—8 mm lata. Inflorescentia multiflora, rachide, pedicello ovarioque fusco-tomentosis; bracteae glabrae, paleaceae, 1.5—2 mm longae; flores 3—4 mm in diam., sepalis extus fusco-pilosis, apice acutiusculis, pallide luteis, purpureo-nervosis, 2.5—3 mm longis, 1.5—2 mm latis, petalis lateralibus glabris, linearibus, apice obtusis purpureis margine flavidis, 2.5 mm longis, 0.5 mm latis, labello flavido, inconspicue trilobo, lobis lateralibus semiorbicularibus, obtusis, medio apice inconspicue incrassato. Pollinia 8. Fl. Aprili—Majo. Fig. 2.

Species ad sect. *Hymenaria* Lindl. pertinet et *Eriae eriopsidobulbo* Par. et Reichenb. f. maxime affinis est, a qua labelli forma, minutie et florum coloratione differt.

Растение эпифитное. Стебель мясистый, цилиндрический или булавовидный, на верхушке с 1—3 листьями, 5—8 см выс., около 0.5 см толщ. Листья ланцетные, мясистые, жесткие, килеватые, иногда дуговидно изогнутые, с пурпурной или буроватой каймой по краю, на верхушке островатые, (1.5) 2—6 (7) см дл. и 4—8 мм шир. Соцветие многоцветковое, ось соцветия, цветоножка и завязь буровойлочно-опушенные; прицветники голые, пленчатые, 1.5—2 мм дл.; цветки 3—4 мм в диам.; лепестки наружного круга снаружи буро-опушенные, на верхушке островатые, бледно-желтые с пурпурными жилками, 2.5—3 мм дл. и 1.5—2 мм шир.; боковые лепестки внутреннего круга голые, линейные, на верхушке тупые, пурпурные, по краю желтоватые, 2.5 мм дл. и 0.5 мм шир.; губа желтоватая, неясно 3-лопастная, боковые доли полуокруглые, тупые, средняя доля на верхушке с неясным утолщением. Поллинии в числе 8. Цветет в апреле—мае. Рис. 2.

Вид относится к sect. *Hymenaria* Lindl. и наиболее близок к *Eria eriopsidobulbon* Par. et Reichenb. f., от которого отличается формой губы, меньшими размерами и окраской цветков.

Typus («Vietnam. Prov. Gialai-Kontum. Kon Ha Nung. 15 V 1985, LX-VN N 1974») — LE.

Paratypus («Vietnam. Prov. Gialai-Kontum. 1986, LX-VN N 0/90») — LE.

Eria spirodela Aver. sp. nov. — Planta epiphytica vel saxatilis, aphylla. Pseudobulbi adulti glabri, subglobosi vel ovoidei, (4) 5—7 (9) mm in diam., complanati, lentiformes, ca 1 mm crassi, juveniles lucide virides, nitidi, vetusti opaci, subtus albidi, margine cicatricibus 0.5—1 (2) mm longis, gemma tam vegetativa quam generativa marginali. Pedunculus 8—15 mm longus, uni-biflorus; flores pallide luteolo-virides subalbi, inodori, sepalo dorsali et petalis lateralibus lanceolatis, apice acuminatis, ca 5 mm longis, 1 mm latis, sepalis lateralibus ca 5 mm longis, apice acutiusculis, medio subito dilatatis, basi 2.5 mm latis, labello lanceolato, ca 4 mm longo, falcato, carnose bicarinato, apice breviter fimbriato, ad pedem columnae mobile articulato. Fl. Septembri. Fig. 3.

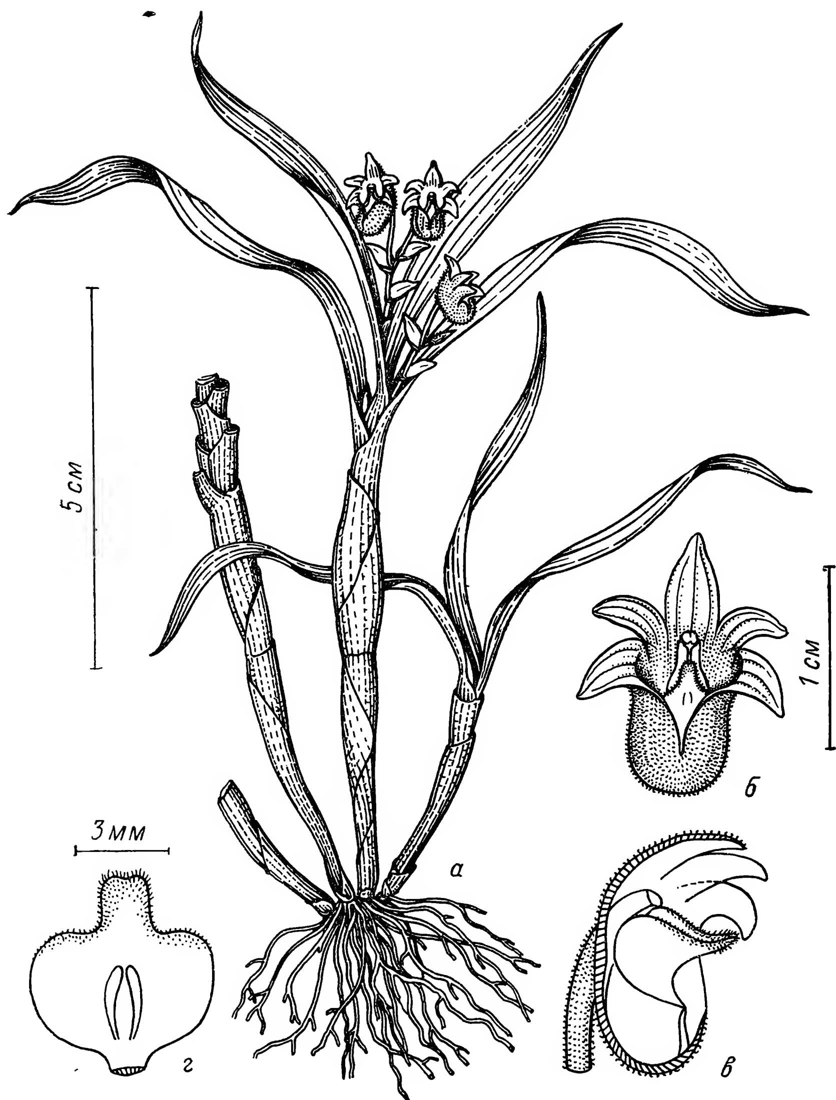


Рис. 1. *Eria foetida.*

а — общий вид растения, *б* — цветок, *в* — сагиттальный разрез цветка (исключая губу), *г* — губа.

A specie proxima *Eria muscicola* (Lindl.) Lindl. (Sect. *Conchidium* Lindl.) foliis nullis, labello apice breviter fimbriato, necnon pseudobulborum forma ac nervatione differt.

Растение эпифитное или наскальное, безлистное. Взрослые псевдобульбы голые, округлые или яйцевидные, (4) 5—7 (9) мм в диам., сплюснутые, чечевицеобразные, около 1 мм толщ., молодые — ярко-зеленые, глянцеватые, старые — тусклые, снизу беловатые, по краю с рубчиками 0.5—1 (2) мм дл.; вегетативная и генеративная почки расположены с краю псевдобульбы. Цветонос 8—15 мм дл. с 1—2 цветками; цветки бледно-желтовато-зеленые, почти белые, без запаха; дорсальный лепесток наружного круга и боковые лепестки внутреннего круга ланцетные, на верхушке заостренные, около 5 мм дл. и 1 мм шир.; боковые лепестки наружного круга около 5 мм дл., на верхушке островатые, в середине

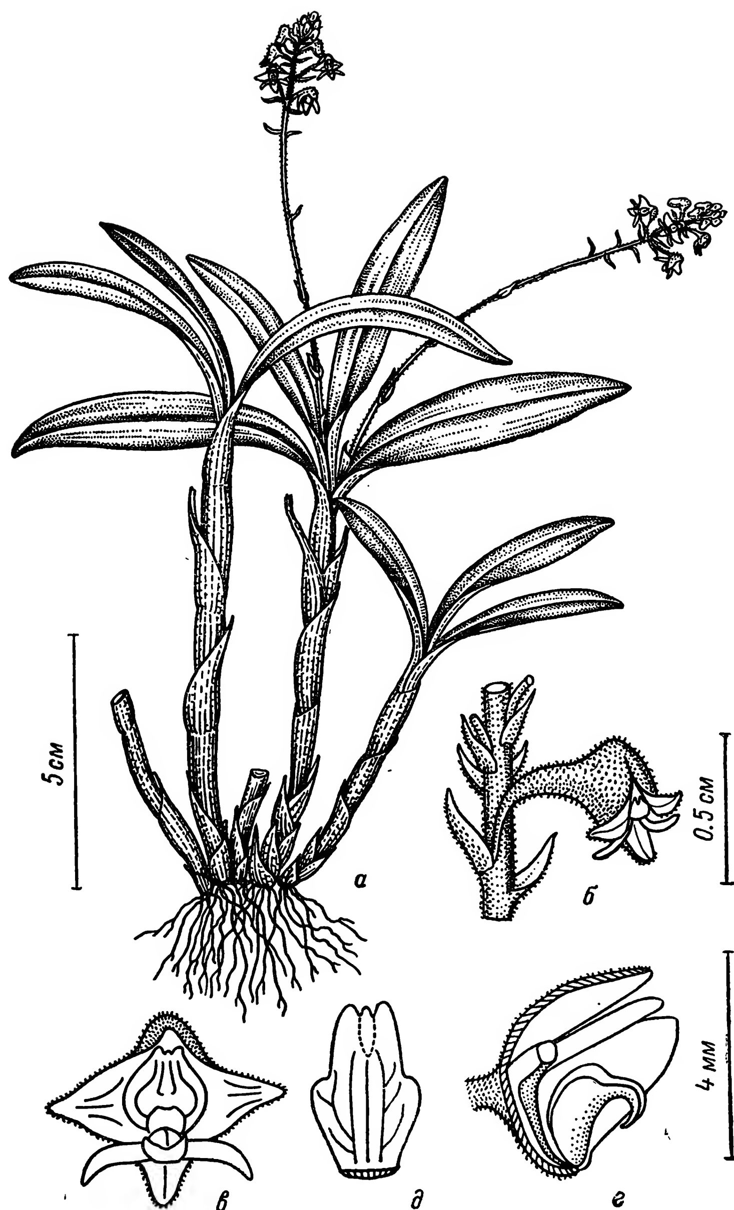


Рис. 2. *Eria obscura.*

а — общий вид растения; *б*, *в* — цветок; *г* — сагиттальный разрез цветка; *д* — губа.

внезапно расширенные, 2.5 мм шир. в основании; губа ланцетная, около 4 мм дл., серповидно изогнутая, с двумя мясистыми килями, на верхушке короткобахромчатая, подвижно сочленена с основанием колонки. Цветет в сентябре. Рис. 3.

От наиболее близкого вида *Eria muscicola* (Lindl.) Lindl. (sect. *Conchidium* Lindl.) новый вид отличается отсутствием листьев, коротко бахромчатой верхушкой губы, формой и жилкованием псевдобульб.

Typus («Vietnam. Prov. Gialai-Kontum. Konplong. Mang Den. 28 V 1985. LX-VN N 2284») — LE, HN.

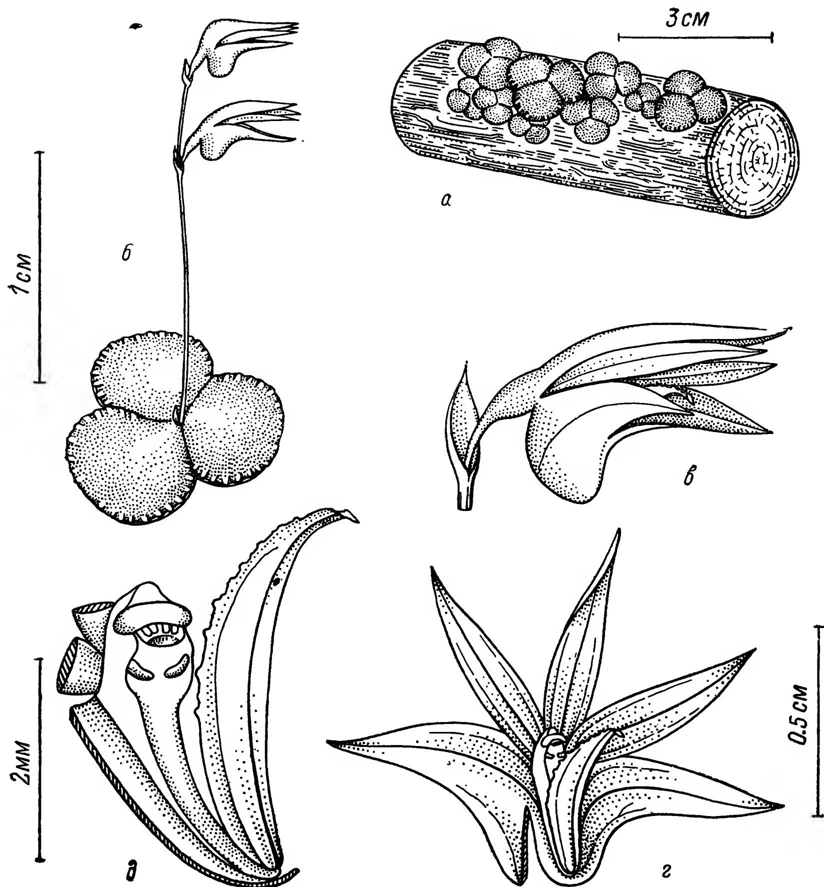


Рис. 3. *Eria spirodela.*

а, б — общий вид растения; *в, г* — цветок; *д* — колонка и губа.

Ascocentrum pusillum Aver. sp. nov. — Planta epiphytica. Caulis 1—3 (4) cm longus, foliis distichis, imbricatis. Folia basi articulata, solida, rigida, sectione triangularia, subtus carinata, supra sinuata, apice inaequirotundata, interdum denticulis acútatis ornata, 3—4 (5) cm longa, ca 0.5 cm lata. Inflorescentia brevis 1 (2) cm longa, pauciflora; bracteae paleaceae, ca 1 mm longae; flores ca 1 cm in diam., albi vel vix rosei, inodori, sepalis petalisque omnibus labello excepto subaequimagnis, 3.5 mm longis, 2.5—3 mm latis, extus subcarinatis; labello trilobo, lobo medio triangulari, recto, 1.5 mm longo, lateralibus 1 mm longis, introflexis, calcari cylindrico, 5—6 mm longo. Pollinia 2, sphaerica, cicatricula et caudicula simplici, 1—1.25 mm longa praedita. Fl. Novembri. Fig. 4.

Ab Ascocentro miniato (Lindl.) Schlechter et A. ampullaceo (Lindl.) Schlechter, quibus nostra species affinis est, minutie totius plantae, floribus parvis albis vix roseolis necnon labelli forma differt.

Растение эпифитное. Стебель 1—3 (4) см дл. с двурядно черепитчато-расположенными листьями. Листья в основании с сочленением, плотные, жесткие, в сечении треугольные, снизу килеватые, сверху выемчатые, на верхушке неравно закругленные, иногда на верхушке с заостренными зубчиками, 3—4 (5) см дл. и около 0.5 см шир.; соцветие короткое, 1 (2) см дл., малоцветковое; прицветники пленчатые, около 1 мм дл.; цветки около 1 см в диам., белые или едва розовые, без запаха; все листочки околоцветника, кроме губы, по вели-

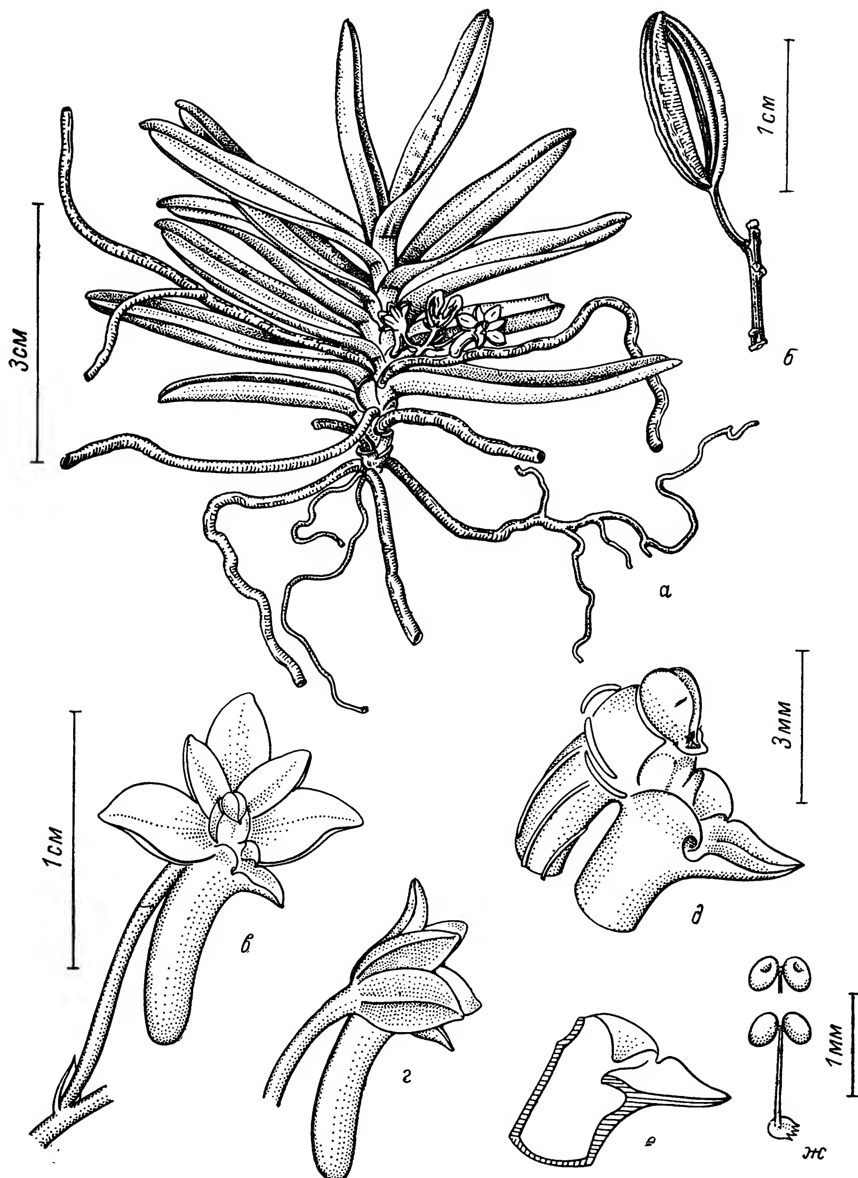


Рис. 4. *Ascocentrum pusillum.*

а — общий вид растения; *б* — раскрывшаяся коробочка; *в*, *г* — цветок; *д* — колонка и доли губы; *е* — сагиттальный разрез верхней части губы; *ж* — поллинарий.

чине примерно равны, 3.5 мм дл. и 2.5—3 мм шир., снаружи слегка килеватые; губа 3-лопастная, средняя доля треугольная, прямая, 1.5 мм дл., боковые доли 1 мм дл., внутрь загнутые, шпорец цилиндрический, 5—6 мм дл.; поллинии в числе 2, сферические с рубчиком, на простой ножке, 1—1.25 мм дл. Цветет в ноябре. Рис. 4.

От близкородственных видов *Ascocentrum miniatum* (Lindl.) Schlechter и *A. ampullaceum* (Lindl.) Schlechter новый вид отличается маленькими размерами растения, мелкими белыми, едва розовыми цветками и формой губы.

Typus («Vietnam. Prov. Gialai-Kontum. Chupa. Gia Lu. 12 XII 1985. LX-VN N 0/26») — LE.

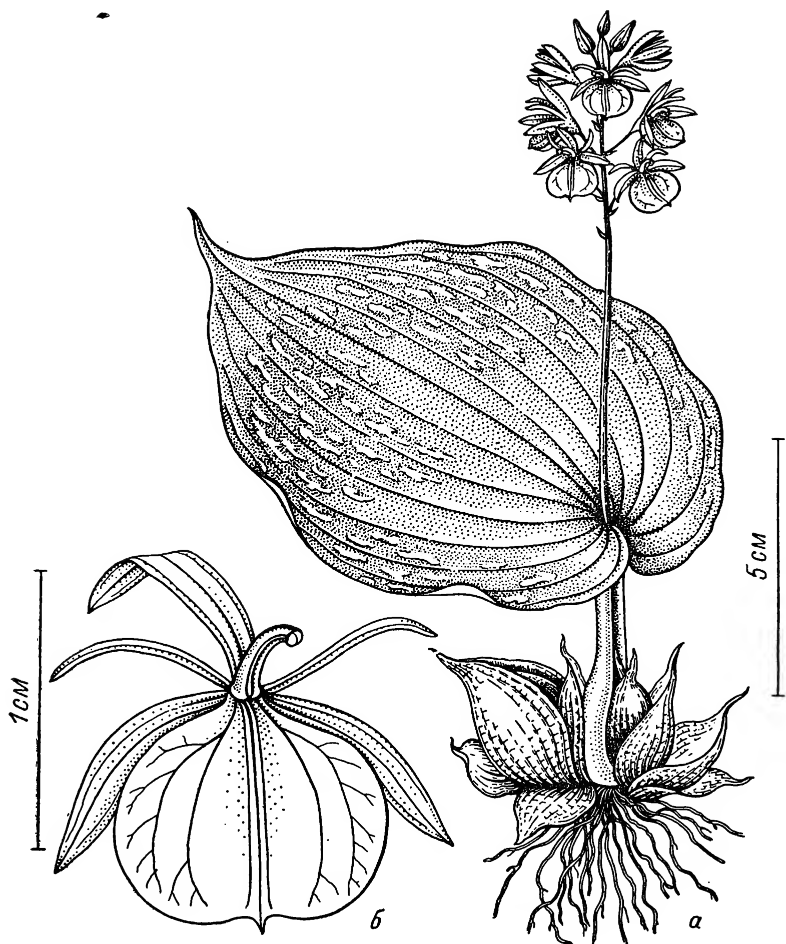


Рис. 5. *Liparis argentopunctata.*
а — общий вид растения; *б* — цветок.

Liparis argentopunctata Aver. sp. nov. — Planta saxatilis, monophylla. Pseudobulbus ovoideus, ca 2 cm altus, 1.5 cm latus, squamis albis latis vestitus. Folium cordatum, apice acuminatum, 12 cm longum, 8 cm latum, maculis argenteis magnis numerosis ornatum, petiolo ca 5 cm longo, a basi pseudobulbi abeunte. Pedunculus 8 cm longus, racemo 2—2.5 cm longo, 8—14 floro; bracteae triangulares, 1—2 mm longae; pedicelli 6—10 mm longi, floribus smaragdinis, inodoris; sepala lanceolata acuminata, uninervia, 6—9 mm longa, 1.5—2 mm lata, petala lateralia linearia, 6—7 mm longa, ca 0.5 mm lata, labello suborbiculari, margine minutissime irregulariter crenato, lobo medio parvulo denticuliformi, haud incrassato, 8 mm longo, 9 mm lato; columna medio incurvata, 3 mm longa, 1 mm lata. Fl. Augusto—Septembri. Fig. 5.

A *Liparide cordifolia* Hook. f. (Sect. *Liparis*) cui maxime affinis est, species nostra foliis argenteo-maculatis et floribus smaragdinis differt.

Растение наскальное, однолистное. Псевдобульба яйцевидная, около 2 см выс. и 1.5 см шир., одета широкими белыми чешуями; лист сердцевидный, на верхушке заостренный, 12 см дл. и 8 см шир., с многочисленными крупными серебристо-белыми пятнами; черешок около 5 см дл., отходит от основания псевдобульбы; цветонос 8 см дл. с кистью 2—2.5 см дл., с 8—14 цветками;

прицветники треугольные, 1—2 мм дл.; цветоножки 6—10 мм дл.; цветки изумрудно-зеленые, без запаха; лепестки наружного круга ланцетные, заостренные, с одной жилкой, 6—9 мм дл. и 1.5—2 мм шир.; боковые лепестки внутреннего круга линейные, 6—7 мм дл. и около 0.5 мм шир.; губа почти округлая, по краю очень мелко неправильно-городчатая, с маленькой зубчиковидной средней долей, без утолщений, 8 мм дл. и 9 мм шир.; колонка в середине согнутая, 3 мм дл. и 1 мм шир. Цветет в августе—сентябре. Рис. 5.

От наиболее близкого вида *Liparis cordifolia* Hook. f. (sect. *Liparis*) новый вид отличается серебристо-пятнистыми листьями и ярко-зелеными цветками.

Typus («Vietnam. Prov. Ha Nam Ninh. Cuc Phuong. May bac. 02 V 1985. LX-VN N 1818») — LE.

Ceratostylis tonkinensis (Gagnep.) Aver. comb. nov. — Eria tonkinensis Gagnep., 1930, Bul. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2 s. 2, 3 : 311.

Cleisostoma acutilabris (Guillaum.) Aver. comb. nov. — *Luisia acutilabris* Guillaum., 1960, Bul. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2s. 32, 2 : 188.

Dendrobium neolampangense Aver. sp. nov. — *D. indivisum* (Blume) Miq. var. *lampangense* Rolfe ex Downie, 1925, Kew Bul. 1925 : 373, non *D. lampongense* J. J. Smith, 190[illegible].

Schoenorchis eberhardtii (Finet) Aver. comb. nov. — *Saccolabium eberhardtii* Finet, 1910, in Lecomte, Not. Syst. (Paris) 1 : 258.

Автор глубоко признателен Н. Н. Забинковой за перевод диагнозов новых видов на латинский язык.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 29 VI 1987.

УДК 005 : 582.261.5.001.331(262)

Бот. журн., т. 73, № 1

Н. Е. Гусляков

К СИСТЕМАТИКЕ И МИКРОЭВОЛЮЦИИ РОДА *AMPHORA* (*BACILLARIOPHYTA*)

N. E. GUSLYAKOV. A CONTRIBUTION TO THE SYSTEMATICS AND MICROEVOLUTION OF THE GENUS *AMPHORA* (*BACILLARIOPHYTA*)

В результате критического пересмотра рода *Amphora* разработаны новые принципы систематики. Выделено 3 подрода: *Amphora*, *Stauroganglion*, *Platyganglion*. В основу такого деления положены особенности строения центрального узелка и шовного выступа.

В своих работах по морфологии панциря рода *Amphora* Ehr. (Гусляков, 1985) мы отмечали, что идентификация и классификация его до настоящего времени остаются сложными вопросами. Основным препятствием в разработке естественной системы рода являются разнообразие и сложность морфологического строения панциря, а по мнению А. И. Прошкиной-Лавренко (1963 : 166), «различия внешнего вида одного и того же панциря в зависимости от того, как он ляжет в препарате». Мы считаем, что вследствие указанных Прошкиной-Лавренко трудностей многим исследователям было невозможно избежать таксономических ошибок. Потребуется немало времени для того, чтобы их исправить.

В процессе исследований диатомовых водорослей как в прошлом, так и текущем столетиях предпринималось несколько попыток дать наиболее приемлемую классификацию, дополнить характеристику рода *Amphora*, более четко

сформулировать основные его отличия от рода *Cymbella* Ag. (Van Heurck, 1885; Cleve, 1894, 1895; Peragallo, 1897—1908; Hustedt, 1930; Patrick, Reimer, 1975). Наиболее удачной оказалась классификация P. Cleve (1894, 1895), которая с небольшими изменениями представлена практически во всех монографических сводках по диатомовым водорослям. Прошкина-Лавренко, давшая весьма объективную оценку этой работе, указала, что в искусственной классификации Cleve не все виды можно безоговорочно включить в ту или другую секцию. Последнее особенно стало очевидным после опубликования данных по ультраструктуре панциря амфор. Основные классификационные принципы Cleve, на основании которых он выделил 9 секций, а именно: наличие или отсутствие соединительных ободков, форма панциря со стороны пояска и некоторые другие, — представляются сейчас с таксономической точки зрения малозначимыми. Так, соединительные ободки обнаружены у видов из секций *Psammamphora* и *Amphora*. Число их у конкретных индивидуумов может быть неодинаковым и зависит от их возраста. К концу вегетации индивидуума, перед его делением число ободков наибольшее, а в молодом возрасте наименьшее. Часто ободки (особенно в световом микроскопе) не обнаруживаются. По причине непостоянного числа ободков нестабильной у амфор оказывается и форма панциря со стороны пояска. Cleve немалое значение придавал наличию или отсутствию гиалиновой линии на спинной стороне створки. Оказалось, что эта деталь (по нашей терминологии — пограничное ребро) имеется у многих видов, в том числе представляющих секцию *Halamphora*, тогда как считалось, что створки видов из этой секции не имеют гиалиновой линии. Изложенное выше, а также данные из предыдущих наших работ позволяют высказать некоторые соображения относительно систематики и микроэволюции рода. Следует заметить, однако, что для окончательного решения проблемы необходимы данные по ископаемым видам. Последние, к сожалению, встречаются в пробах не так часто, что значительно уменьшает возможность их исследования в электронных микроскопах.

Основным критерием деления рода *Amphora* на 3 подрода, по нашему мнению, является шовная система, а именно строение центрального узелка и шовного выступа. Данные, которыми мы располагали, показывают, что центральный узелок и шовный выступ в морфологическом и функциональном плане являются наиболее значимыми (Гусляков, 1985). Немалое значение для таксономии имеют также особенности строения поясковой зоны и ареол.

Принимая во внимание все известное к настоящему времени о морфологии панциря, род *Amphora*, как было сказано выше, мы делим на 3 подрода: *Amphora*, *Stauroganglion*, *Platyganglion*. Ниже приводится краткая характеристика этих подродов.

Subgenus *Amphora*. Syn.: sect. *Amphora* Cleve, 1895, p. p.; sect. *Diplamphora* Cleve, 1895, p. p.; *Amblyamphora* Cleve, 1895, p. p.; *Psammamphora* Cleve, 1895, p. p.

Frustula a cingulo elliptica, finibus pro mare rotundata. Valvae saepius semilanceolatae.

Nodulus centralis incrassationes oblongas isolatas ramos raphes ambos terminantes praebens. Incrasstiones isolatae centro valvae saepius in incrassatione communi sitae et sulco haud profundo inter se conjunctae. Eminentia linguiformis in costa axiali dorsali ad dorsum valvae inflexa et faciei dorsali adnata (interdum vero libera) in speciebus nonnullis sita, interdum subinconspicua, sed tunc incrassatio communis dorso quam uentre distinctior i. e. assymmetrica. Eminentia raphes bilateralis, incomplete bilateralis et unilateralis. Raphes fissurae pro mare incurvatae, rarius rectae. Areolae in facie valvae exteriore orbiculares vel transversaliter leviter protractae, in valleculis sitae, uniseriales. Velum membranam cribrosam praebens (irregulariter reticulatum) vel fissura dissectum, in speciebus minutis inconspicuum. Limbus a parte raphae adjacente dorso costa eimitari

vel linea hyalina sejunctus, structura ei similis. Secus costam limitarem processus membraniformis adest. Pleurae plerumque structura me nulla, haud numerosae juventute nullae, areolis eis valvae similibus interdum praediti. (Tab. I, *1*, *2*, *9—12*; tab. II, *3*, *4*).

Typus subgeneris: *Amphora proteus* Greg. (Lectotypus generis: *Amphora ovalis* Ehr.).

Species fossiles et nostri temporis, marinae praecipue, necnon mesohalobiae et aquae dulcis incolae.

Подрод *Amphora*

Панцирь с пояска эллиптический, концы его, как правило, закругленные, реже заостренные. Створки чаще полуланцетные. Центральный узелок в виде изолированных продолговатых утолщений на окончаниях каждой из двух ветвей шва в центре створки. Изолированные продолговатые утолщения чаще расположены на общем утолщении в центре створки и соединены друг с другом неглубокой бороздкой. На спинном осевом ребре у многих видов развит языковидный выступ, который загибается на спинную сторону створки и срастается (но может быть и свободным) с ее поверхностью. Иногда он слабо развит, но тогда общее утолщение более выполнено на спинной, реже — брюшной сторонах створки, т. е. оно асимметрично. Шовный выступ двусторонний, неполнодвусторонний и односторонний. Щели шва, как правило, изогнуты, реже прямые. Ареолы на наружной поверхности створки округлые или слегка вытянутые в поперечном направлении, располагаются в ложбинках, однорядные. Велум в виде ситовидной мембраны (неправильно-сетчатый) или прорезан щелью, у мелких видов бывает незаметным. Загиб часто отделен от пришовной части спинной стороны створки пограничным ребром или гиалиновой линией. Структура загиба и пришовной части, как правило, одинаковая. Вдоль пограничного ребра иногда развивается мембрановидный отросток. Соединительные ободки бесструктурные, реже структурированные, немногочисленные, у молодых индивидуумов бывают неразвитыми. Иногда на ободках располагаются ареолы, строение которых сходное с таковыми на створке. (Табл. I, *1*, *2*, *9—12*; табл. II, *3*, *4*).

Тип подрода: *Amphora proteus* Greg. (лектотип рода *Amphora ovalis* Ehr.).

Виды ископаемые и современные, преимущественно морские, солоновато- и пресноводные, широко распространенные, но преимущественно редкие, с достаточно заметным числом эндемиков и реликтов. Подрод включает следующие виды: *A.* aequalis* Giffen (звездочкой помечены виды, панцири которых изучались в электронных микроскопах), *A. ajajensis* Skab. (близок к *A. ovalis*; автор вида описал структуру внутренней поверхности створки), *A. arenicola* Grun., *A.* arenaria* Donkin., *A. beaufortiana* Hust. (по структуре панциря близок к *A. graeffii* Cl.), *A.* cingulata* Cl., *A. costulata* Skv., *A.* crassa* Greg., *A. cristodentata* Skab., *A.* delphinea* L. W. Bailey, *A.* gigantea* Grun., *A.* graeffii* Cl., *A. helenensis* Giffen, *A. impressa* A. Cl., *A.* inariensis* Kram., *A. koshovii* Skab. (по структуре панциря близок к *A. ovalis*; указанные автором вида особенности — наличие зубчиков по краю спинной стороны створки — являются поперечными ребрами, рельеф которых лучше виден на загибе), *A.* libyca* Ehr., *A.* lydiae* Gusl., *A.* makarovae* Gusl., *A.* mexicana* A. S., *A. mongollica* Oestr., *A.* obtusa* Greg., *A.* ovalis* Kütz., *A.* pediculus* (Kütz.) Grun., *A.* proschkiniana* Gusl., *A.* proteus* Greg., *A. rubusta* Greg., *A.* rhombica* Kitton (вид по форме и расположению ареол близок к *A. securicula* Perag.), *A.* schmidtei* Grun., *A.* securicula* Perag., *A. serrata* Skab. (близок к *A. ovalis*; автор вида описал структуру внутренней поверхности створки), *A.* spectabilis* Greg.,

A. truncata Greg.* (близок к *A. graeffii*; автор вида описал фрагменты спинной и брюшной сторон панциря, что недостаточно для того, чтобы считать штрихи на спинной стороне сплошными).

Subgenus Stauroganglion Gusl. subgen. nov.

Syn.: sect. *Diplamphora* Cleve, 1895, p. p.; sect. *Oxyamphora* Cleve, 1885, p. p.

Frustula a cingulo plerumque rectangularia vel late elliptica. Valvae saepius semilunares finibus subrotundatae vel acutatae. Nodulus centralis stauroideus, incrassationem anguste struformem a parte centrali ad marginem raphes saepe transversaliter protractam formans. Eminentia raphes unilateralis et videtur etiam incompllete bilateralis et bilateralis. Fissurae raphes incurvatae, rarius plus minusve rectae. Areolae in facie valvae exteriore orbiculares ad distincte lineoliformes plerumque uniseriales. Costae transversae facie interiore distinctae, exteriore vero obsoletae. Velum membranas fissura dissectas praebens vel irregulariter reticulatum, interdum reductum. Costa limitaris necnon linea hyalina nulla. Pleurae saepius numerosae structuratae in speciebus nonnullis nullae. (Tab. I, *3*; tab. II, *7*, *8*).

Typus subgeneris: *Amphora acuta* Greg.

Species fossiles et nostri temporis, marinae praecipue et mesohalobiae, raro aquae dulcis incolae.

Панцирь с пояска преимущественно прямоугольный или широкоэллиптический. Створки чаще полулунные со слегка округлыми или острыми концами. Центральный узелок ставросовидный, представлен утолщением в виде узкой полосы, идущей от центральной части шва поперек створки, часто до ее спинного края. Шовный выступ односторонний и, по-видимому, неполнодвусторонний или двусторонний. Щели шва изогнутые, реже более или менее прямые. Ареолы на наружной поверхности створки от округлых до четко штриховидных, обычно однорядные. Велум в виде мембран, прорезанных щелью, или неправильно-сетчатого строения. Иногда он незаметен (редуцирован). Поперечные ребра лучше выражены на внутренней поверхности створки, тогда как на наружной рельеф их сглажен. Пограничного ребра на створке нет. Соединительные ободки чаще многочисленные, структурированные, у некоторых видов неразвитые. (Табл. I, *3*; табл. II, *7*, *8*).

Тип подрода: *Amphora acuta* Greg.

Виды ископаемые и современные, преимущественно морские и солоноватоводные, редкие, не развиваются в большом количестве.

Подрод включает следующие виды: *A.* acuta* Greg., *A. cuneata* Cl., *A.* decussata* Grun., *A.* laevis* Greg., *A. longa* Hust., *A.* ostrearia* Breb., *A. staurophora* J. Dannf., *A. subcuneata* Hust., *A. sublevis* Hust.

Subgenus Platyganglion Gusl. subgen. nov.

Syn.; sect. *Amphora* Cleve, 1895, p. p.; sect. *Halamphora*, Cleve 1895, p. p.

Frustula a cingulo elongato-elliptica, interdum medio angustata. Valvae semilunares vel semilanceolatae, finibus capitatae, facie ventrali angusta, dorsali vero in partem raphe adjacentem et limbum structura inter se diversa divisa. Areolae in parte raphae adjacente haud varo in seriebus singulis ad limbum in binas ex areolis minoribus formantes abeuntibus sitae.

Nodulus centralis eminentiam teneram a lateribus applanatam fines centrales ramarum raphes duorum terminantem apice sulco haud profundo saepe percursam praebens. Incrassationes oblongae isolatae necnon eminentia lateralis pro mare nullae. Eminentia raphes plerumque unilateralis valliculiformis vel plicata, margini ventrali approximata, rarissime nulla. Areolae saenpius orbiculares velo regulariter reticulato, in valleculis plerumque sitae. Pleurae numerosae manifeste structuratae. (Tab. I, *6—8*, tab. II, *1*, *2*, *5*, *6*).

T y p u s s u b g e n e r i s: *Amphora coffeaeformis* (Ag.) Kütz.

Species nostri temporis, rarius fossiles, marinae, mesohalobiae et aquae dulcis incolae.

Панцирь с пояска удлиненно-эллиптический, иногда на середине суженный. Створки полулунные или полуланцетные, с головчатыми концами. Центральный узелок имеет вид нежного уплощенного с боков выступа, которым завершаются центральные окончания двух ветвей шва. Часто на вершине уплощенного выступа проходит неглубокая бороздка. Изолированные продолговатые утолщения и языковидный выступ отсутствуют. Шовный выступ в большинстве случаев односторонний, а по форме валиковидный или складчатый, приближен к брюшному краю, в виде исключения отсутствует. Ареолы чаще округлой формы с правильно-сетчатым велумом, располагаются в ложбинках в 1 или 2 ряда. Брюшная сторона створок узкая, спинная часто дифференцирована на пришовную часть и загиб, структура которых бывает неодинаковой. Нередко на пришовной части ареолы располагаются в 1 ряд, переходящий на загибе в двойные, состоящие из более мелких ареол. Ободки многочисленные, с хорошо заметной структурой. (Табл. I, *6—8*; табл. II, *1*, *2*, *5*, *6*).

Т и п п о д р о д а: *Amphora coffeaeformis* (Ag.) Kütz.

Виды современные, реже ископаемые. Морские, солоновато- и пресноводные, широко распространенные, часто развиваются в массе, реликты неизвестны.

Подрод включает следующие виды: *A. acutiuscula* Kütz., *A. angularis* Greg., *A.* bigibba* Grun., *A.* binodis* Greg., *A.* caroliniana* Giffen, *A.* castellata* Giffen, *A.* coffeaeformis* (Ag.) Kütz., *A. cognata* Cholnoky, *A.* commutata* Grun., *A. clara* A. S., *A.* costata* W. Sm., *A.* dubia* Greg., *A. elegantula* Hust., *A.* eunotia* Cl., *A.* exigua* Greg., *A. fluminensis* Grun., *A.* genkalii* Gusl., *A.* hamata* Heiden a. Kolbe, *A.* hyalina* Kütz., *A. holsatica* Hust., *A. intersecta* A. S., *A.* karajevae* Gusl., *A. lineolata* Ehr., *A. luciae* Cholnoky, *A. normanii Rabenhorst*, *A. sabiniana* Reimer, *A. subacutiuscula* Schoeman, *A. subangularis* Hust., *A. submontana* Hust., *A. tenerrima* Al. et Hust., *A. tenuissima* Hust., *A.* terroris* Ehr., *A.* thumensis* (Mayer) A. Cl., *A.* transfixa* Meister, *A. turgida* Greg., *A.* veneta* Kütz., *A. wisei* Simonsen.

Литературные данные и результаты наших исследований позволяют высказать мысли о некоторых аспектах эволюции внутри рода *Amphora*. По нашему мнению, наиболее древним следует считать подрод *Amphora*. Это подтверждают следующие факты. Виды и разновидности подрода встречаются чаще других в ископаемом виде (Диатомовый анализ, 1950; Макарова, Козыренко, 1966, и др.). Широко они распространены и в современных водоемах — морских и пресных. В подроде большое разнообразие видов, которые имеют несколько вариантов строения центрального узелка, например в виде изолированных продолговатых утолщений (*A. pediculus*, *A. inariensis*, *A. proschkiniana*), изолированных продолговатых утолщений и языковидного выступа (*A. crassa*, *A. proteus* и др.), изолированных продолговатых утолщений и асимметричного по отношению к осевым ребрам утолщения (то, что мы считаем языковидным выступом, который в процессе эволюции сросся с внутренней поверхностью створки), чаще вытянутого на спинную (*A. libyca*, *A. ovalis* и др. — см.: Krammer, 1980), реже на брюшную (*A. arenaria*, *A. obtusa* — см.: Montgomery, Miller, 1978) стороны. Узелок *A. graeffii* представлен в виде небольшого асимметричного утолщения и плохо развитых изолированных утолщений, которые по существу имеют вид небольших бородавчатых структур на центральных окончаниях ветвей шва (см.: Montgomery, Miller, 1978). Отмеченное разнообразие строения центрального узелка указывает на активно проходивший процесс морфологического совершенства узелка в период ранней пластичной стадии эволюции древних видов амфор.

Развитие внутри рода шло от видов, узелок которых был представлен изолированными продолговатыми утолщениями и языковидным выступом (в том

числе и сросшимся с внутренней поверхностью створки, т. е. в виде асимметричного утолщения) на спинном осевом ребре (подрод *Amphora*). Затем у одних видов языковидный выступ в центре створки редуцировался, тогда как изолированные продолговатые утолщения, обособившись от остальных структур, стали хорошо выполненными (*A. pediculus*, *A. inariensis* — см.: Krammer, 1980; *A. proschkiniana*). У других, наоборот, языковидный выступ разрастался в направлении краев створок и постепенно трансформировался в ставрос (подрод *Stauroganglion*). Виды этого подрода, вероятно, представляют тупиковую ветвь микроэволюции. Дальнейшее развитие узелка, по-видимому, пошло по пути сближения изолированных продолговатых утолщений и образования хорошо выраженного, уплощенного с боков нежного утолщения, как например у представителей подрода *Platyganglion*, который мы считаем наиболее молодым.

ЛИТЕРАТУРА

Гусляков Н. Е. О морфологии панцирей некоторых представителей рода *Amphora* (*Bacillariophyta*) из Черного моря. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 11, с. 1478—1481. — *Диатомовый* анализ. Кн. 3. М.; Л.: Гос. издат. геол. лит., 1950. 398 с. — *Макарова И. В., Козыренко Т. Ф.* Диатомовые водоросли из морских миоценовых отложений юга европейской части СССР и их значение для стратиграфии. Л.: Наука, 1966. 67 с. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1963. 243 с. — *Cleve P. T.* Synopsis of the naviculoid diatoms. Kongl. Sv. Vetens. Akad. Hand., 1894, Bd 26, N 2. 194 S.; 1895, Bd 27, N 3. 219 S. — *Hustedt F. Bacillariophyta* (Diatomeae). — In: Pascher A. Die Suswasserflora Mitteleuropas. Hf 10. Jena, 1930. 466 S. — *Krammer K.* Morphologic and taxonomic investigations of some freshwater species of the diatom genus *Amphora* Ehr. — Bacillaria, 1980, vol. 3, p. 197—226. — *Montgomery R. T., Miller W. J.* A taxonomic study of Florida Keys benthyc diatoms based on scanning electron microscopy. Vol. 2. 1978. 204 p. — *Patrick G., Reimer C. W.* The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii. Vol. 2, pt. 1. Philadelphia, 1975. 214 p. — *Peragallo H.* et *M.* Diatomees marines de France et des districts maritimes voisins. I, II. Texte et Atlas. Grez—Sur.-Loing, 1897—1908. 492 p. — *Van Heurck H.* Synopsis des diatomees de Belgique. Anvers, 1885. 235 p.

Одесский государственный университет.

Получено 10 II 1986.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.542.2 : 581.9(476)

Д. И. Третьяков

ISOLEPIS SETACEA (*CYPERACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ БЕЛОРУССИИ

D. I. TRETIYAKOV. *ISOLEPIS SETACEA* (*CYPERACEAE*), A NEW SPECIES FOR BYELORUSSIAN FLORA

Описан новый вид для флоры Белоруссии.

Во время флористических исследований на территории Государственного заповедно-охотничьего хозяйства «Беловежская пуща» был собран *Isolepis setacea* (L.) R. Br. — равночешуйник щетиновидный, не указанный ранее для флоры Белоруссии.

Isolepis setacea (L.) R. Br., 1810, Prodr., Fl. Nov. Holl. 1 : 78; Casper, 1980, Süßwasserfl. Mitteleur., 23, 1 : 292. — *Scirpus setaceus* L., 1753, Sp. Pl.: 49; Рожевиц, 1935, во Фл. СССР, 3 : 46; Кречетович, 1940, Фл. УРСР, 2 : 414—415; Егорова, 1967, в Раст. Центр. Азии, 3 : 18; она же, 1976, во Фл. европ. части СССР, 2 : 93; она же, 1976, в Опред. раст. Средн. Азии, 5 : 16; De Filipps, 1980, Fl. Eur., 5 : 279. — *Schoenoplectus setaceus* (L.) Palla, 1907, in Koch, Syn. Fl. Germ., ed. 3, 3 : 2538.

Обширный разорванный ареал вида охватывает Среднюю и Атлантическую Европу, Средиземноморье, Западную Азию, Гималаи, Западный и Юго-Западный Китай, запад Северной Америки, Африку, Южную Австралию, причем в Северной Америке, Австралии и, по-видимому, в Южной Африке этот вид является заносным (Meusel, 1965; Егорова, 1976а). На территории СССР *I. setacea* широко распространен в Средней Азии, а также на Кавказе и юге Западной Сибири (Егорова, 1967, 1976б). Для европейской части СССР равночешуйник щетиновидный как очень редкий вид приводится для Приченорноморья, Крыма (Рожевиц, 1935; Кречетович, 1940; Егорова, 1976а) и Литвы [1] (Mowszowicz, 1958; Lekavičius, 1963). В еропейской части ареала он относится к характерным видам атлантическо-субатлантического флористического элемента (Meusel, 1965).

Ближайшие местонахождения этого вида — в равнинной области Польши между реками Одра и Висла (Szafer et al., 1976; Casper, Krausch, 1980).

Мы обнаружили *I. setacea* в окрестностях с. Доброволя (~2 км к востоку) Свислочского р-на Гродненской обл., 19 VII 1984, цв., созр. пл., Д. Третьяков, Л. Симонович, n° 286 (LE, MSK), — в пологом кювете у насыпной дороги. Он растет здесь вдоль тропы узкой полосой (ширина 1—1.5 м, длина 15 м) на супесчаной увлажненной почве. Травяной покров, проективное покрытие которого очень неравномерное и в среднем составляет 25—55 %, сильно нарушен в результате выпаса скота. Кроме *I. setacea*, здесь встречаются *Anthoxanthum odoratum* L., *Carex echinata* Murr., *C. nigra* (L.) Reichard, *C. panicea* L., *Juncus bufonius* L., *J. articulatus* L., *J. squarrosus* L., реже *Calluna vulgaris* (L.) Hull,

[1] Местонахождение вида на территории Литвы основывается только на данных J. Mowszowicz о его распространении в Палукне Тракайского р-на и не подтверждено гербарием.

Carex serotina Merat, *Centunculus minimus* L., *Drosera rotundifolia* L., *Nardus stricta* L., *Radiola linoides* Roth и другие (всего 38 видов). Преобладание здесь многолетних травянистых растений (25 видов) свидетельствует о том, что группировка с участием *I. setacea* сравнительно устойчива и существует уже длительное время. Антропогенные нарушения растительного покрова способствуют распространению равночешуйника щетиновидного. По всей вероятности, этот вид на западе Белоруссии находится вблизи восточной границы европейской части ареала, и его с полным правом можно отнести к аборигенному компоненту данной флоры.

Собранные образцы *Isolepis setacea* хранятся в Гербариях Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР в Минске (MSK), Ботанического Института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде (LE) и Института ботаники Литовской АН в Вильнюсе.

Благодарим Н. Н. Цвелева за критический просмотр рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Егорова Т. В. Род Камыш — *Scirpus* L. — В кн.: Растения Центральной Азии. Вып. 3. Л.: Наука, 1967, с. 18. — *Егорова Т. В.* Род Камыш — *Scirpus* L. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976а, с. 93. — *Егорова Т. В.* Род Камыш — *Scirpus* L. — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. 5. Ташкент: Фан, 1976б, с. 16.— *Кречетович В. I.* Род Камыш — *Scirpus* L. — В кн.: Флора УРСР. Т. 2. Київ: Вид-во АН УРСР, 1940, с. 401, 414—415. — *Рожевиц Р. Ю.* Род Камыш — *Scirpus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 3. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 46. — *Casper S. J.*, *Krausch H.-D.* Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 23. T. 1. Jena: VEB, 1980. 294 S. — *De Filipps R. A.* *Scirpus* L. — In: Flora Europaea. Cambridge, 1980, vol. 5, p. 279. — *Lekavičius A.* *Isolepis* R. Br. — In: Lietuvos TSR Flora. T. 2. Vilnius: Valstybine Politines ir Mokslinis Literatūros Liedykla, 1963, S. 336. — *Meusel H.*, *Jäger E.*, *Weinert E.* Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Jena: Fischer, 1965, Karten: S. 61; Text: S. 104, 240, 422. — *Mowszowicz J.* Conspectus Florae Vilnensis. Przeglad flory wilenskiej. Czesc 2. Flora kwiatowa okolie Wilna. Lodž, 1958. 109 s. — *Szafer W.*, *Kulczyński S.*, *Pawlowski B.* Rosliny Polskie. Wydanie czwarte. Warszawa: Pańtwowa wydawnictwo Naucowa, 1976. 832 s.

Институт экспериментальной ботаники АН БССР,
Минск.

Получено 14 VI 1986.

УДК 581.9 Бот. журн., т. 73, № 1

М. В. Марков, В. Г. Папченков, А. П. Ситников

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ФЛОРЫ ТАТАРИИ

M. V. MARKOV, V. G. PAPCHENKOV, A. P. SITNIKOV. THE NEW AND RARE SPECIES FOR THE FLORA OF THE TATAR AUTONOMOUS SOVIET SOCIALIST REPUBLIK

Приведены данные о находках новых и редких видов растений для Татарии.

Кафедра ботаники Казанского государственного университета (КГУ) планомерно исследует современное состояние флоры территории Татарской АССР. Был создан гербарий флоры Татарии, который лег в основу вышедшего в 1979 г. «Определителя растений Татарской АССР». В настоящее время гербарий существенно пополнился и продолжает пополняться новыми сборами, проводимыми экспедициями кафедры, а также сотрудниками-ботаниками других научных учреждений г. Казани. Ниже приведены накопившиеся к настоящему моменту новые данные о некоторых редких видах растений и видах, отмеченных в ТАССР

впервые после выхода «Определителя. . .» (1979) и потому не вошедших в него. Образцы всех упомянутых растений хранятся в Гербарии КГУ (KAZ). Названия видов даны по С. К. Черепанову (1981) и расположены в алфавитном порядке.

Новые для Татарии виды растений

Alisma gramineum Lej. — Мензелинский р-н, Камско-Икская пойма, р. Игимка, 22 VIII 1985. Собрано 2 погруженных в воду экземпляра в стадии бутонизации и цветения. Для ТАССР ранее не приводился, но, согласно Н. Н. Цвелеву (1979), ареал вида охватывает ее территорию.

Allium flavescens Bess. — Впервые обнаружен в Татарии еще в 1967 г. у д. Узбяк (Лениногорский р-н) на берегу р. Степной Зай А. Г. Смирновым, но по непонятным причинам вид не включили в «Определитель. . .» (1979). Позднее его неоднократно находили на известково-мергелистом склоне южной экспозиции близ рабочего поселка Карабаш (далее — р. п. Карабаш) Бугульминского р-на, где он и был обнаружен нами в стадии цветения (20 VII 1985) и плодоношения (10 IX 1982).

Calamagrostis pseudophragmites (Hall. fil.) Koel. — Найден в составе лесного ценоза на Мизиновском острове (Зеленодольский р-н) в верховьях Куйбышевского водохранилища 4 VII 1978. Как редкий вид известен из Ульяновской обл. (Благовещенский и др., 1984).

Cannabis ruderalis Janisch. — Обнаружен в небольшом овраге по западному склону Игимского бора 22 VIII 1985. Образует заросли. Часто встречается в черте г. Казани на пустырях у домов. По-видимому, в Татарии, особенно в закамских районах, вид нередкий, на что есть указание В. В. Туганаева (1984). Однако в «Определителе. . .» (1979) не приведен.

Epilobium adenocaulon Hausskn. — Особи данного вида найдены на сыром берегу залива на острове-заказнике Мизиново (Зеленодольский р-н) 5 IX 1977 и 19 VIII 1986, а также в г. Казани у стены дома по ул. Островского 31 VII 1986. Очевидно, в Татарии, особенно в районах Предволжья, вид нередкий. Судя по нашим наблюдениям, вид широко распространен в Чувашской АССР по берегам и отмелям рек и ручьев.

Equisetum×*trachyodon* A. Br. — Мензелинский р-н, крутой западный склон Игимского бора, 18 V 1985. Сообщество с доминированием хвоща шероховатозубчатого (проективное покрытие 60—90 %) занимало около 1200 м² площади склона от его вершины до подножья. Вид северо-западный, известный из Прибалтики и Псковской обл. (Бобров, 1974).

Glaux maritima L. — Найден и передан для определения на кафедру ботаники КГУ почвоведом В. М. Скворцовым. Произрастает на влажном солончаковом лугу в притеррасной пойме левобережья р. Ик (д. Мелля-Тамак, Муслюмовский р-н), где были проведены его сборы в фазе цветения (25 VI 1986) и плодоношения (27 VII 1985).

Hierochloë hirta (Schrank) Borb. — Мензелинский р-н, берег разлива под Игимским бором, 19 V 1985. Ранее рассматривался в составе *H. odorata* (L.) Beauv. — вида, указываемого для Татарии как встречающегося по высоким гривам пойм больших рек и изредка вне пойм среди кустарников (Определитель. . ., 1979). Судя по данным Цвелева (1974), в ТАССР распространена именно зубровка жестковолосистая, а не душистая.

Isatis costata C. A. Mey. — Был известен до сих пор только из Саратовской и Волгоградской областей (Маевский, 1964). Найден 10 VI 1983 на крутом южном склоне с известняковыми осыпями близ д. Салихова (Бавлинский р-н). Обилие этого вида в данном пункте резко колеблется по годам. Если в мае 1984 г. в популяции можно было насчитать свыше 300 цветущих особей, то в 1985 и 1986 гг. с трудом были найдены единичные растения.

Lotus zhegulensis Klok. — Зеленодольский р-н, Мизиновский остров в составе лугового травостоя, 24 VIII 1978. Согласно нашим наблюдениям, вид не редкий в луговых сообществах островов Куйбышевского водохранилища, а также в лугах пойм наиболее крупных волжских притоков.

Scorzonera parviflora Jack. — Впервые в ТАССР встречен 27 VII 1985 на солончаковом пойменном лугу левобережья р. Ик близ д. Мелля-Тамак (Муслюмовский р-н). Найдено всего несколько особей в стадии цветения и плодоношения. Вид указан в соседней Башкирской АССР (Определитель. . ., 1966).

Serratula cardunculus (Pall.) Schischk. — Обнаружен 18 V 1984 на известково-мергелистых южных склонах (в верхней части) у р. п. Карабаш (Бугульминский р-н), 28 V 1985 и 18 VII 1985 близ с. Спасское того же района. Этот очень редкий для Татарии вид отмечен для Башкирии (Определитель. . ., 1966).

Serratula lycopifolia (Vill.) A. Kerner. — Группа особей данного вида встречена на опушке смешанного (сосна, дуб, липа) леса над меловым карьером недалеко от д. Мокрая Савалеевка Буинского р-на. В Ульяновской обл. этот вид считается редким (Благовещенский и др., 1984).

Taraxacum glaucanthum (Ledeb.) DC. — Мензелинский р-н, крутой западный склон Игимского бора, 18 V 1985; Чистопольский р-н, крутой склон надпойменной террасы р. Камы у с. Четырчи, 14 V 1985. Проективное покрытие 2—5 %. В последнем случае рос совместно с *Taraxacum erythrospermum* Andrz., распространенным в районах Закамья. Южный вид, известный из Астраханской и Волгоградской областей (Станков, Талиев, 1957; Маевский, 1964), а также из Восточной Сибири (Флора. . ., 1980).

Thymelaea passerina (L.) Coss. et Germ. — Бавлинский р-н, известково-мергелистые склоны с осыпями известняка у деревень Дмитриевки (16 VII 1984), Хансверкино (22 VII 1985), Салихово (21 VII 1985), Фоминовки (23 VI 1986). Вид отмечен в Башкирской АССР (Определитель. . ., 1966), и Ульяновской обл. (Благовещенский и др., 1984).

Trifolium campestre Schreb. — Муслюмовский р-н, луговина на краю пос. Мелля-Тамак, 27 VII 1985. Под названием *T. agrarium* L. вид был указан на гривах центральной поймы рек Волги и Камы до образования Куйбышевского водохранилища (Марков и др., 1955), однако гербарные образцы отсутствовали и в «Определителе. . .» (1979) вид не значится.

Valeriana wolgensis Kazak. — Мензелинский р-н, луга в Камско-Икской пойме, 16 VIII 1985; Зеленодольский р-н, дубняк на Мизиновском острове в Свияжском заливе Куйбышевского водохранилища, 15 VIII 1979. По-видимому, вид в Татарии нередкий.

Vicia picta Fish. et Mey. — Зеленодольский р-н, остров-заказник Мизиновского охотничьего хозяйства, на берегу протоки в составе закустаренного луга. Ближайшие местонахождения вида известны из Куйбышевской (Маевский, 1964) и Ульяновской (Благовещенский и др., 1984) областей.

Редкие для Татарии виды растений

Agropyron pectinatum (Bieb.) Beauv. — В Бугульминском р-не у р. п. Карабаш (18 V 1984) и в Бавлинском р-не у д. Фоминовки (23 VI 1986) отмечено нами совместное произрастание на известково-мергелистых склонах двух форм этого вида: с опушенными и с голыми колосками. Эти формы фигурируют в «Определителе. . .» (1979) как 2 разных вида, причем отмечено, что житняк гребневидный встречается в ТАССР исключительно в виде кормового растения. Вместе с тем обнаруженные популяции представляются вполне натурализовавшимися и нет оснований полагать, что известково-мергелистые склоны — это не естественное местообитание для житняка.

Alyssum gymnopodum P. Smirn. — Лениногорский р-н, д. Старый Кувак, известково-мергелистый склон южной экспозиции (26 V 1985). Кроме указан-

ного пункта, где в период цветения обильно встречающийся бурачок голоногий создает желтый аспект, вид найден еще в трех пунктах Бугульминского и Бавлинского районов.

Alyssum lenense Adam. — Лениногорский р-н, д. Воздвиженка, южный известковый склон, 21 V 1984; Бугульминский р-н, южный и юго-западный мергелистый склон у р. п. Карабаш, 19 V 1984. Вид встречен также в четырех пунктах Бавлинского р-на. Во всех случаях он произрастал на известковых склонах южной и юго-западной экспозиции, образуя подчас довольно плотные скопления из отдельных куртин, обильно цветущих в середине мая. Лишь в очень редких случаях популяции *A. lenense* и *A. gymnopodum* контактировали друг с другом, что свидетельствует о несовпадении экологических ареалов у этих видов.

Arabis gerardii (Bess.) Koch. — Зеленодольский р-н, Мизиновский остров Куйбышевского водохранилища, на лугу 28 V 1986. Это первая находка вида в Предволжье Татарии.

Artemisia dracunculus L. — Бавлинский р-н, нижняя и средняя части известково-мергелистого склона близ д. Салихово, 18 VII 1984. Вид отмечен в «Определителе. . .» (1979) как встречающийся на песчаных гривах прирусловой поймы р. Камы.

Artemisia scoparia Waldst. et Kit. — Бавлинский р-н, пересохшее русло временного водного потока в окр. д. Салихово, 18 VII 1984. Очень редкий одно-двулетний вид, отмеченный в «Определителе. . .» (1979) для склонов близ с. Старый Кувак. Нами подтверждено произрастание полыни веничной в этом пункте (26 V 1985).

Atraphaxis frutescens (L.) C. Koch. — Бугульминский р-н, средняя часть крутого юго-восточного мергелистого склона близ с. Спасское, 18 VII 1985; Бавлинский р-н, известково-мергелистый склон южной экспозиции близ д. Салихово, 6 VI 1983.

Carex atherodes Spreng. — Мензелинский р-н, Камско-Икская пойма, в воде, 18 VIII 1985; г. Казань, залив р. Волги у пос. Мирного, 18 VI 1981. Прежние находки вида были преимущественно в южных районах Татарии (Определитель. . ., 1979).

Carex macroura Meinsh. — Сабинский р-н, правый берег р. Меши, 15 VI 1972; Верхне-Услонский р-н, пойма р. Свияги, 22 VI 1977; Мензелинский р-н, берег р. Игимки, 18 V 1985; Бугульминский р-н, смешанный широколиственный лес на северном пологом склоне близ р. п. Карабаш, 18 V 1984. Ранее в Татарии вид был известен только из окрестностей г. Елабуги (Егорова, 1976).

Crambe tataria Sebeok. — Очень редкий для Татарии вид. В «Определителе. . .» (1979) указано лишь одно местонахождение — д. Хансверкино Бавлинского р-на. На крутом известковом южном склоне, возвышающемся над этой деревней, 21 V 1984 и 22 VII 1985 удалось найти лишь одну вегетирующую особь. Севернее, близ д. Салихово того же района 6 VI 1983 была обнаружена большая полночленная популяция этого вида. Один из главных фрагментов популяции, который занимает южный склон, сложенный известняком, мергелем и песчаником, включает свыше 300 разновозрастных особей.

Dianthus fischeri Spreng. — Зеленодольский р-н, остров-заказник Мизиновского охотничьего хозяйства, луг, 14 VIII 1986. В Татарии вид был известен лишь по находке у с. Починок-Енаево Апастовского р-на (Определитель. . ., 1979).

Elsholtzia ciliata (Thunb.) Hyl. — Верхнеуслонский р-н, лесная дорога у д. Пустые Моркваши, 27 VIII 1985. Ранее вид был отмечен только для окр. г. Казани (Определитель. . ., 1979).

Eleocharis mamillata Lindb. fil. — Зеленодольский р-н, Мизиновский остров-заказник, протока, 29 VIII 1978. Ранее приводился лишь для окр. г. Казани (Определитель. . ., 1979).

Eremopyrum triticeum (Gaertn.) Nevski. — Бавлинский р-н, на выгоне у подножья известково-мергелистого склона близ д. Крым-Сарай, 21 VI 1986. Вид был указан С. И. Коржинским (1898) на склонах в пределах г. Казани, но в гербарии имеется только образец, собранный у с. Добромыш Альметьевского р-на 6 VII 1968.

Fritillaria ruthenica Wikstr. — Вид, занесенный в Красную книгу СССР, был известен в Татарии только из с. Поповка Бавлинского р-на. Встречен на юго-восточном склоне среди зарослей *Caragana frutex* у с. Салихово (Бавлинский р-н); у с. Спасское (Бугульминский р-н), где он обильно встречается по опушке смешанного лиственного леса на вершинах известково-мергелистых склонов; в верхней части известково-мергелистых склонов юго-восточной и северо-восточной экспозиции у р. п. Карабаш (Бугульминский р-н), 18 V 1984. В последнем пункте обнаружена нормальная полночленная популяция рябчика русского, хотя и несколько страдающая от выпаса. На площади 100 м² удалось насчитать 23 особи, из которых 13 находились в генеративном состоянии.

Globularia punctata Lapeyr. — Вид, занесенный в Красную книгу СССР. По данным «Определителя. . .» (1979), этот вид до сих пор отмечен только близ с. Акбаш Бавлинского р-на. Нами в 1983—1986 гг. найден в 10 пунктах Лениногорского, Бугульминского и Бавлинского районов. Самая северная из этих точек — Бугульминский р-н, р. п. Карабаш, известково-мергелистый склон, 18 V 1984. Популяции вида занимают преимущественно юго-западные склоны или плоские вершины известково-мергелистых склонов, избегая чисто южных экспозиций. На остепненных лугах пологих северо-западных склонов его цветущие особи были встречены даже в конце июня, хотя разгар цветения приходится обычно на вторую половину мая. Плотность популяций иногда оказывалась довольно высокой — от 42 до 113 особей на 1 м².

Glyceria arundinacea Kunth. — Мензелинский р-н, Камско-Икская пойма, берег оз. Долгое, 17 VIII 1985. Ранее было известно лишь 2 местонахождения вида в пойме р. Волги (Определитель. . ., 1979).

Hierochloë repens (Host) Beauv. — Чистопольский р-н, луг в пойме р. Камы, 14 V 1985; Мензелинский р-н, берег разлива в Камско-Икской пойме, 21 V 1985. Для Татарии приводился по одному местонахождению в пойме р. Волги у д. Татарские Саралы (Определитель. . ., 1979).

Nepeta ucranica L. — Бугульминский р-н, средняя часть известково-мергелистого склона у р. п. Карабаш, 18 V 1984; Бавлинский р-н, известково-мергелистый склон у д. Крым-Сарай, 21 VI 1986. Очень редкий вид, указанный Г. А. Благовещенским (1939) для окрестностей ныне не существующей д. Знаменки (Бугульминский р-н). Произрастание вида в последнем пункте подтверждено 28 V 1985. Указание В. Д. Авдеева (1979) на присутствие во флоре Татарии *Nepeta parviflora* Bieb. (без конкретного местонахождения) внушает некоторое сомнение, поскольку эти 2 вида котовника очень сходны и у наших экземпляров не все признаки четко диагностируют котовник украинский, но по всей совокупности признаков это именно он.

Poa bulbosa L. — Бавлинский р-н, плоская вершина известково-мергелистого склона близ д. Новые Чути, 21 V 1984; остепненный луг у д. Хансверкино, 21 V 1984. Ранее этот вид был указан для ТАССР С. А. Невским (Маевский, 1964), но в гербарии КГУ ни одного образца не было.

Polygala sibirica L. — Буинский р-н, невысокий известковый склон близ д. Тимбаево, 23 VI 1985. Это первая находка вида в Предволжье ТАССР.

Potamogeton nodosus Poir. — Мензелинский р-н, Камско-Икская пойма, протока р. Игимки в оз. Мертвое, 18 VIII 1985. Ранее вид отмечался на юге Татарии в реках Кондурче и Большом Черемшане (Папченков, 1985).

Salvia nutans L. — Бавлинский р-н, на известково-мергелистых склонах близ деревень Хансверкино (21 V 1984, 22 VII 1985), Салихово (20 V 1984) и

Новые Чути (21 V 1984). Вид указан в Поволжье для более южных областей — Ульяновской, Саратовской и Волгоградской (Маевский, 1964).

Serratula tinctoria L. — Березовый лес в окр. пос. Мирного (пригород Казани), 9 VIII 1986. Вид указан для Татарии С. И. Коржинским в 1898 г. (Определитель . . ., 1979). Более поздние находки неизвестны.

Senecio erucifolius L. — Мензелинский р-н, Камско-Икская пойма, молодой осиново-березовый лес, 16 VIII 1985. Редкий в ТАССР вид, в данном природном районе ранее не отмечался.

Stipa korshinskyi Roshev. — Бавлинский р-н, известково-щебнистая осыпь на склоне близ д. Новые Чути, 21 V 1984; Лениногорский р-н, известково-мергелистый склон у д. Старый Кувак, 26 V 1985. Вид найден нами еще в трех пунктах Бавлинского р-на. Относится к числу очень редких в Татарии видов (Определитель. . ., 1979).

Stipa pulcherrima C. Koch. — Бугульминский р-н, верхняя треть известково-мергелистого склона у р. п. Карабаш, 18 V 1984; Лениногорский р-н, на обнажении известняка близ д. Иркен, 19 V 1984. Редкий вид, занесенный в Красную книгу СССР.

Stipa sareptana A. Beck. — Бугульминский р-н, плоская вершина известково-мергелистого склона у р. п. Карабаш, 24 VII 1985; остепненная луговина на склоне, окруженная лесом в окрестностях с. Спасское, 19 VII 1985; Бавлинский р-н, известково-мергелистый склон юго-западной экспозиции близ д. Дмитриевки, 23 VII 1985. Судя по находкам, этот вид избегает чисто южной экспозиции, на что указывал И. И. Спрыгин (1934) для Заволжья.

Stipa zalesskii Wilensky.— Азнакаевский р-н, склон юго-восточной экспозиции вблизи вершины горы Чатыртау (памятник природы ТАССР) у д. Уразаево, 20 VI 1986. Один из наиболее ксерофитных и редких ковылей, отмеченный в Поволжье из Саратовской и Волгоградской областей (Маевский, 1964). В Татарии был известен только из одного пункта — Макарова гора под г. Бугульмой.

Utricularia minor L. — Зеленодольский р-н, Мизиновский остров-заказник, оз. Большое, 6 IX 1977; Мензелинский р-н, болото Кулигаш, 17 V 1986. Для Татарии приводилась в 1929 г. А. Я. Гордягиным (Определитель. . ., 1979) и указывалась только для западной части Предкамья.

ЛИТЕРАТУРА

Авдеев В. Д. Каменистая степь Приуралья. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 7, с. 928—942. — *Благовещенский Г. А.* Растительность степных склонов Бугульминского кантона Татарской республики. — Изв. Гос. геогр. об-ва, 1939, т. 71, № 6, с. 902—919. — *Благовещенский В. В., Пчелкин Ю. А., Раков Н. С.* и др. Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984. 391 с. — *Бобров А. Е.* Отдел *Equisetophyta* — Хвощеобразные. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974, с. 62—67. — *Егорова Т. В.* Семейство *Cyperaceae* Juss. — Осоковые. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976, с. 83—219. — *Коржинский С. И.* (Korshinsky S. I. Tentamen Florae Rossiae orientalis, id est provinciarum Kazan, Wiatka, Perm, Ufa, Orenburg, Samara, partis borealis atque Simbirsk). — Записки имп. Акад. наук по физ.-мат. отд., 1898, т. 7, № 1, с. 1—566. — *Маевский П. Ф.* Флора Средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Марков М. В., Фирсова М. И., Лобанова М. В.* и др. Флора и растительность пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР. Ч. 1. Казань, 1955. 305 с. — *Определитель* растений Башкирской АССР. М.: Л.; Наука, 1966. 491 с. — *Определитель* растений Татарской АССР. Казань, 1979. 371 с. — *Папченков В. Г.* Новые и редкие виды растений для автономных республик Среднего Поволжья. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 12, с. 1792—1796. — *Спрыгин И. И.* Выходы пород Татарского яруса Пермской системы в Заволжье как один из центров видообразования в группе калькофильных растений. — Сов. бот., 1934, № 4, с. 61—74. — *Станков С. С., Талиев В. И.* Определитель высших растений европейской части СССР. М.: Сов. наука, 1957. 741 с. — *Туганаев В. Б.* Агрофитоценозы современного земледелия и их история. М.: Наука, 1984. 88 с. — *Флора* Красноярского края. Вып. 10. Томск, 1980. 125 с. — *Цвелев Н. Н.* Семейство *Alismataceae* Vent. — Частуховые.— В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 156—167. — *Цвелев Н. Н.*

Семейство *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss. nom. altern.) — Злаки. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974, с. 117—368. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Казанский государственный университет,
Волжско-Камское отделение
ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства.

Получено 17 XII 1986.

УДК 582.264 Бот. журн., т. 73, № 1

П. М. Царенко

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ХЛОРОКОККОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ИЗ ВОДОЕМОВ УКРАИНСКОГО ПОЛЕСЬЯ

P. M. TSARENKO. THE NEW AND RARE CHLOROCOCCOID ALGAE FROM RESERVOIRES OF THE UKRAINIAN POLESYE

Приведены сведения о морфологии и местонахождении на территории Украинского Полесья *Dictyosphaerium subsolitarium*, *Juraniella javorkae*, *Scenedesmus dispar* var. *costato-granulatus*, *S. polyglobulus*, *S. columnatus* var. *columnatus*, *S. transilvanicus*, которые обнаружены на территории СССР впервые, а также о *Pediastrum simplex* var. *echinulatum* и *Scenedesmus longus* var. *naegelii*, встречающихся в СССР довольно редко. Некоторыми новыми данными дополнены описания *Dactylosphaerium jurisii* и *Coenochlosis piscinalis*, о нахождении которых в водоемах Украинского Полесья уже сообщалось.

При обработке альгологических проб, собранных во время летних экспедиций (июль—август 1981—1982 гг.) на территории Украинского Полесья, обнаружен ряд новых и редких для альгофлоры СССР видовых и внутривидовых таксонов хлорококковых водорослей. Краткие сведения о их морфологии и местонахождении, а также некоторые комментарии к ним и рисунки приведены ниже. Частота встречаемости водорослей определялась по шкале Стармаха (Starmach, 1955): очень редко (не в каждом препарате) — о. р., единично (1—6 экз. в препарате) — ед., мало (7—16 экз. в препарате) — мл. и т. д.

Впервые для альгофлоры СССР обнаружено 6 таксонов.

Dictyosphaerium subsolitarium van Goor
(Syn.: *D. primarium* Skuja sensu Царенко, 1984a)
(рис. 1, *1*)

Колонии сферические, овальные или разнообразной формы, 4-, 8-, 16-, 32-клеточные, окруженные бесцветным слоем слизи. На периферии колонии клетки расположены более-менее свободно; слизистые тяжи, к которым они прикрепляются, тонкие, трудноразличимые. Клетки сначала овальные, с возрастом округляются и становятся шаровидными. Хлоропласт один, постенный, бокаловидный, с одним пиреноидом (иногда он выражен неясно). Размножение при помощи 2—4 автоспор, которые освобождаются через ослизнение оболочки материнской клетки. Колонии 25—45 мкм в диам., клетки 2—3.5 мкм в диам.

Волынская обл., Любомльский р-н, окр. с. Пища, пруд, в толще воды, о. р., 8 VII 1981; Маневицкий р-н, окр. с. Карасин, озеро, в толще воды, ед., 10 VIII 1982; Ровенская обл., окр. г. Сарны, водоем в пойме р. Случь, у дна, о. р., 8 VIII 1982; Житомирская обл., Олевский р-н, р. Уборть, у дна, о. р., 8 VIII 1982; Коростенецкий р-н, окр. с. Стремигород, болото, у дна, о. р., 7 VIII 1982.

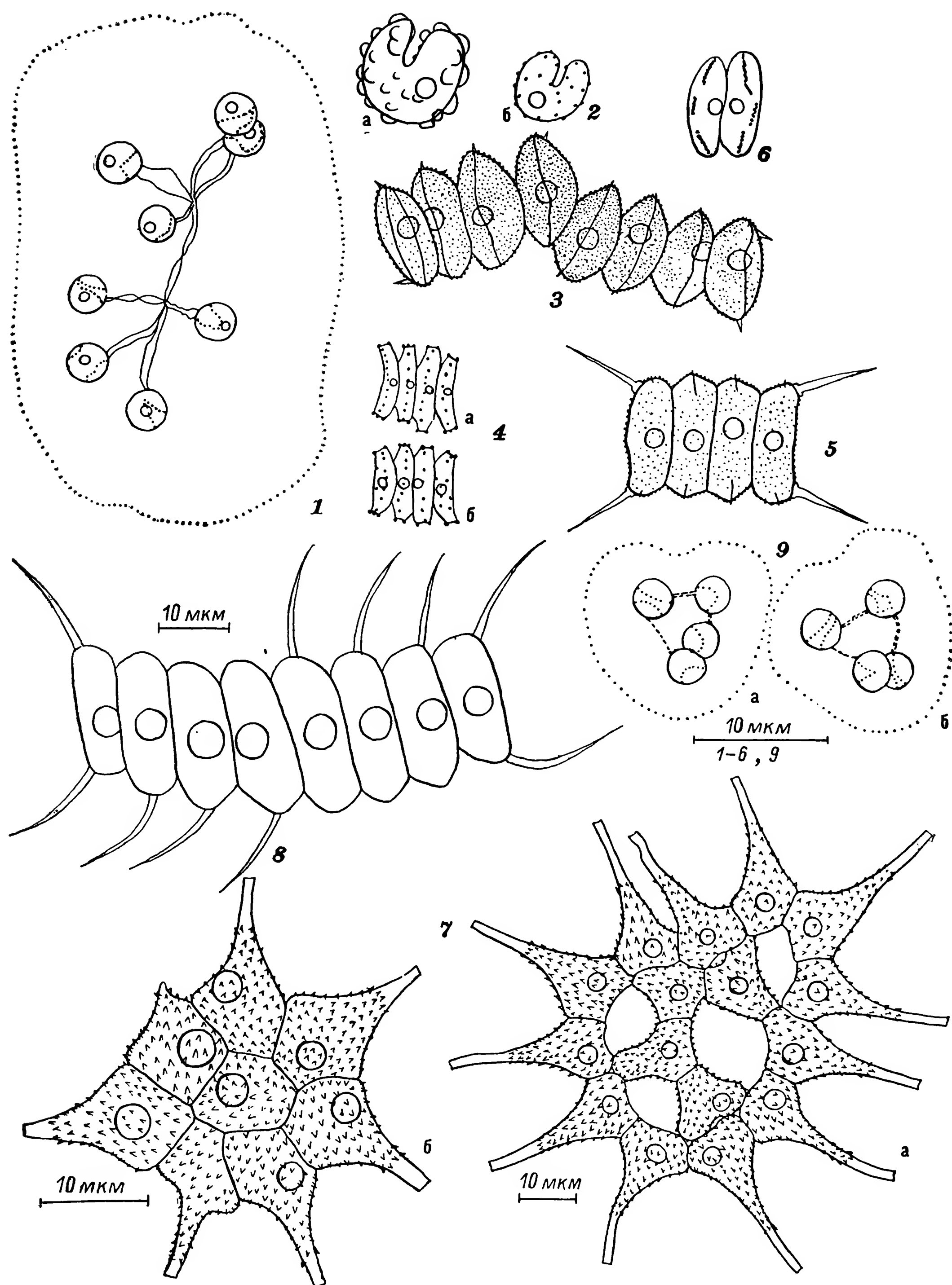


Рис. 1.

1 — Dictyosphaerium subsolitaria; 2а, б — Juraniella javorkae; 3 — Scenedesmus dispar var. *costato-granulatus; 4а, б — S. polyglobulus; 5 — S. columnatus* var. *columnatus; 6 — S. transilvanicus; 7а, б — Pediastrum simplex* var. *echinulatum; 8 — Scenedesmus longus* var. *naegelii; 9а, б — Dactylosphaerium jurisii.*

Обнаруженные нами экземпляры имели несколько бо́льшие размеры клеток и колоний, чем в последних описаниях (Komárek, Perman, 1978; Komárek, Fott, 1983), согласно которым диаметр колоний составлял 10—30 мкм, а клеток— 1.5—3 мкм. Однако характер ветвления тяжей и экология обнаруженных экземпляров (встречаемость в основном в слабоэвтрофных водоемах) указывают на принадлежность их к данному виду.

Juraniella javorkae (Hortob.) Hortob.

(рис. 1, *2а*, *б*)

Клетки одиночные, луновидные или широкосерповидные до сильно дуговидно изогнутых, с вырезкой, широта которой очень варьирует. Концы клеток широкозакругленные. Клеточная оболочка с коричневатым оттенком, покрыта большими коричневатыми бородавками, расположенными беспорядочно, без слизи. Хлоропласт один, постенный, выстилающий почти всю внутреннюю поверхность клетки, с одним довольно большим пиреноидом. Размножение при помощи обычно 4 автоспор, которые остаются короткое время в оболочке материнской клетки и освобождаются после ее разрыва на дорсальной стороне. Клетки 7—14 мкм в диам., 2—4 мкм толщ.

Волынская обл., Любомльский р-н, окр. с. Пища, пруды, в толще воды, ед., 12 VIII 1982; Ровенская обл., Володимирский р-н, с. Городень, пруд в пойме р. Горынь, в толще воды, о. р., 9 VIII 1982.

Изучение культурального материала, проведенное Hindak (1980), дополняет сведения о морфологии данного вида. Во время размножения наблюдались формирование 2—4—8 автоспор, исчезновение грануляции клеточной оболочки и иногда образование узкого (до 1 мкм) шара слизи вокруг клетки. Автоспоры 4—5×1.8—2.7 мкм, автоспорангии до 14×4.5 мкм.

Систематическое положение рода *Juraniella* Hortob. до сих пор остается неясным. Многие авторы (Bourrelly, 1966; Bartha et al., 1976; Hindak, 1977; Komárek, Fott, 1983) рассматривают его в сем. *Oocystaceae* из-за внешнего морфологического сходства с родами *Nephrochlamys* Korsch., *Kirchneriella* Schmidle, *Raphidocelis* Hind. и другими, положение которых среди хлорококковых определено однозначно. Однако исследование *Juraniella javorkae* в культуре (Hindak, 1980) показало неспособность материнской оболочки к расширению во время размножения, что характерно для представителей сем. *Chlorellaceae*. Окончательное решение о систематической принадлежности данного рода возможно лишь после изучения ультраструктуры клеточной оболочки (Hindak, 1980; Komárek, Fott, 1983).

Scenedesmus dispar var. *costato-granulatus* Hortob.

(рис. 1, *3*)

Ценобии 2-, 4-, 8-клеточные, линейные или слегка альтернативные. Клетки от широко- до удлиненно-эллипсоидных, крайние с одним коротким и крепким шипом на каждом полюсе, внутренние только на одном полюсе. Клеточная оболочка коричневатая, мелкобородавчатая, с беспорядочно разбросанными гранулами, из которых формируются продольные, сплошные ребра. Клетки (10) 15—16.5×6—9 мкм.

Волынская обл., Киверцовский р-н, пгт Цумань, р. Путиновка, в толще воды, о. р., 15 VII 1982; Житомирская обл., г. Коростышев, р. Тетерев, в толще воды, ед., 16 VII 1982; Радомышльский р-н, пруд в пойме р. Тетерев, у дна, ед., 7 VIII 1982; Малинский р-н, пруд в пойме р. Ирши, в толще воды, о. р., 7 VIII 1982; Киевская обл., Киево-Святошинский р-н, с. Мостыще, р. Ирпень, в толще воды, ед., 6 VIII 1982.

От первоописания отличается слабовыраженной альтернативностью и беспорядочным размещением бородавок на клеточной оболочке.

Scenedesmus polyglobulus Hortob.

(рис. 1, *4а*, *б*)

Ценобии 4-клеточные, линейные, крайние клетки эллипсоидно-цилиндрические, слегка согнутые наружу, внутренние цилиндрические, прямые, со срезанными или закругленными полюсами. На клеточных полюсах по 2—4 бородавки, на поверхности клеточной оболочки бородавки беспорядочно разбросаны или иногда выстроены в один продольный ряд. Клетки 7—9×1.5—3 мкм.

Волынская обл., Любомльский р-н, окр. с. Пища, пруд, обводной канал, на погруженных предметах, о. р., 12 VIII 1982; Ровенская обл., Рокитнянский р-н, с. Дерть, пруд, у дна, о. р., 8 VIII 1982; Житомирская обл., Олевский р-н, р. Болотница, в толще воды, о. р., 2 VII 1981.

От первоописания отличается более мелкими размерами клеток и характером размещения бородавок на клеточной оболочке. Однако образование продольного ряда бородавок (рис. 1, *4а*) у данного вида не имеет систематического значения, поскольку является непостоянным даже для клеток одного ценобия (рис. 1, *4б*).

Scenedesmus columnatus Hortob. var. *columnatus*

(рис. 1, *5*)

Ценобии 4-клеточные, линейные. Клетки цилиндрические с закругленными полюсами и слегка выпуклыми внешними сторонами. Крайние клетки с одним длинным шипом, утолщенным при основании, внутренние с 1—3 шипиками на полюсах. Клеточная оболочка с беспорядочно рассеянными или сгруппированными в продольные ряды бородавками, иногда сформированными в короткие ребра. Клетки 10—18.4×(2.5) 6—6.9 мкм, шипы до 14 мкм дл.

Ровенская обл., г. Сарны, р. Случь, в толще воды, ед., 3 VII 1981; Волынская обл., Ратновский р-н, с. Заболотье, оз. Тур, в толще воды, о. р., 6 VII 1981; Киевская обл., пгт Иванков, р. Тетерев, в толще воды, о. р., 1 VII 1981.

Из прудов Молдавии известна *S. columnatus* var. *brevicaudatus* Hortob. (Шаларь, 1972; Обух, 1978), которая является, вероятно, одной из форм в ряду изменчивости вида.

Scenedesmus transilvanicus Kiriakov

(Syn.: *S. elegans* f. *regularis* Peterfi sensu Царенко, 1984а, б)

(рис. 1, *6*)

Ценобии 2-клеточные, линейные. Клетки соединены между собой на $^2/_3$ длины, широкоэллипсоидные, овальные до яйцевидных, с широкозакругленными полюсами. На клеточной оболочке имеются 1—3 коротких, прерванных ребра, образованных крупными гранулами. Клетки 6—9×2—2.5 мкм.

Волынская обл., Камень-Каширский р-н, окр. с. Пневно, болото, в толще воды, ед., 10 VIII 1982; Киверцовский р-н, пгт Цумань, р. Путиновка, в толще воды, ед., 15 VIII 1982; Ровенская обл., г. Сарны, р. Случь, у дна, ед., 8 VIII 1982; Житомирская обл., г. Новоград-Волынский, р. Случь, в толще воды, ед., 15 VIII 1982; г. Коростышев, р. Тетерев, в толще воды, мл., 15 VIII 1982; Новоград-Волынский р-н, с. Пищов, пруд, в толще воды и у дна, ед., 13 VII 1981; Радомышльский р-н, р. Тетерев, в толще воды, у дна, мл., 7 VIII 1982; Малинский р-н, пруд в пойме р. Ирши, на погруженных предметах, ед., 7 VIII

1982; Киевская обл., Киево-Святошинский р-н, р. Бучанка, в толще воды, ед., 17 VIII 1982; с. Мостыще, р. Ирпень, в толще воды, мл., 6 VIII 1982.

Вероятно, данный вид следует отнести к широко распространенным для территории Украины, о чем свидетельствуют наши многочисленные находки его в различных типах водоемов Украинского Полесья.

Следующие 2 таксона встречаются в СССР довольно редко.

Pediastrum simplex var. *echinulatum* Wittr. in Wittrock et Nordstedt, 1883
(Syn: *P. sturmii* var. *echinulatum* (Wittr. et Nordst.) Lemm.;
P. clatratum var. *asperum* Lemm.)

(рис. 1, *7а*, *б*)

Ценобий 4-, 8-, 16-клеточный, сплошной или продырявленный. Клетки удлиненно-яйцевидные до трехугольных, крайние с одним неразветвленным конусовидным отростком. Клеточная оболочка шиповатая. Ценобии до 105 мкм в диам., наружные клетки 24.7—39×9—19.5 мкм, внутренние клетки 18×16.5 мкм, отростки 13—15 мкм дл.

Волынская обл., Любомльский р-н, оз. Островенское, в толще воды, ед., 12 VIII 1982; окр. с. Пища, пруды, обводной канал, в толще воды, ед., 12 VIII 1982; Житомирская обл., Радомышльский р-н, р. Тетерев, в толще воды, ед., 7 VIII 1982.

Большинство альгологов (Морозова-Водяницкая, 1923, 1925; Троицкая, 1933; Bigeard, 1933; Коршиков, 1953; Sulek, 1969) рассматривали *P. sturmii* Reinsch как синоним *P. simplex* Meyen. Принимая во внимание вариабельность морфологических признаков последнего вида и учитывая данные Д. О. Свиренко (1926) и О. В. Троицкой (1933) по их изменчивости, нам кажется такая точка зрения вполне убедительной. Однако вопрос о таксономической принадлежности *P. sturmii* var. *echinulatum* до сих пор остается открытым. Некоторые исследователи (Троицкая, 1933; Коршиков, 1953) считали эту разновидность синонимом типовой *P. simplex* var. *simplex*, другие (Sulek, 1969) относили ее в ранг таксонов с неясным систематическим положением, а T. Hortobágyi (1973) рассматривал ее как самостоятельный таксон. Форма клеток, наличие шипов на оболочке и сплошной ценобий служат, по мнению Hortobágyi, убедительным доводом в пользу самостоятельности этого таксона. Наши наблюдения над этой водорослью, собранной в водоемах Украины и Оренбургской обл. (РСФСР, сборы В. Н. Батуриной, за предоставление которых мы выражаем ей искреннюю благодарность), показали значительную изменчивость отмеченных признаков, в частности продырявленность ценобия. В водоемах Украинского Полесья отмечена популяция только с перфорированным ценобием (рис. 1, 7а), а в озерах Оренбургской обл. — со сплошным (рис. 1, *7б*) и очень редко с маленькой перфорацией. Принимая во внимание замечание Троицкой (1927 : 56), что «у однорогих видов значение его (т. е. признака продырявленности ценобия) иное и к постоянным признакам его ни в каком случае относить не приходится», и придерживаясь взглядов Свиренко (1926), Троицкой (1927, 1933), А. А. Коршикова (1953), А. М. Матвиенко, Г. П. Краснощек (1963), П. П. Горячева (1966), В. М. Шаларя (1966) о широких границах *P. simplex*, мы рассматриваем обнаруженные полесские и оренбургские популяции как *P. simplex* var. *echinulatum*. Учитывая вариабельность у данного вида формы клетки и наличие шипов на клеточной оболочке, эти признаки можно рассматривать достаточными для подтверждения самостоятельности выявленной разновидности в пределах *P. simplex*, как это представлено в первоописании (Wittrock, Nordstedt, 1883), а также в определителе хлорококковых водорослей Европы (Komárek, Fott, 1983).

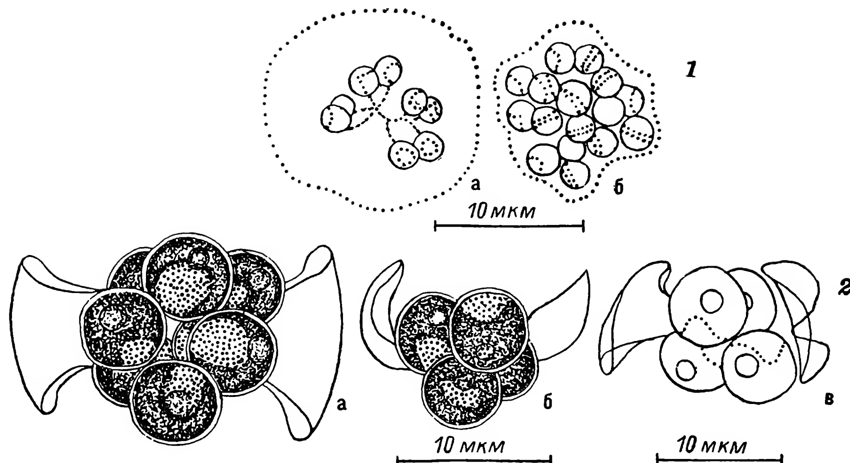


Рис. 2.

1а, б — Dactylosphaerium jurisii; 2а—в — Coenochloris piscinalis.

Scenedesmus longus var. *naegelii* (Bréb.) Smith
(Syn. : *S. quadricauda* var. *maximus* f. *smithianum* Woronich., 1949)
(рис. 1, *8*)

Ценобии 8-клеточные, линейные. Клетки цилиндрические, с закругленными полюсами, крайние с одним длинным согнутым шипом на каждом полюсе, внутренние только на одном. Клетки 27.6—29.9×6.9—8.0 мкм.

Волынская обл., Ратновский р-н, окр. с. Тур, оз. Довгое, на погруженных предметах, ед., 11 VIII 1982; Любомльский р-н, окр. с. Пища, пруды, обводной канал, в толще воды, на погруженных предметах, ед., 12 VIII 1982; оз. Пулемецкое, у дна, ед., 13 VIII 1982.

В современной литературе (Hegewald, 1979; Komárek, Fott, 1983) обсуждается вопрос о систематическом положении как *S. longus* Meyen sensu auct. post., *S. naegelii* Bréb., так и *S. maximus* (W. et G. S. West) Chod. и *S. quadricauda* var. *maximus* W. et G. S. West, с которыми сходны обнаруженные нами популяции. Возможно, все указанные таксоны составляют единую родственную группу или даже модификации одного вида, например *S. magnus* Meyen (Komárek, Fott, 1983).

Наконец, обнаружены также виды, о первых находках которых уже сообщалось (Царенко, 1983), но дальнейшее изучение альгофлоры водоемов Украинского Полесья позволило дополнить их описания некоторыми новыми данными.

Dactylosphaerium jurisii Hindak
(рис. 1, *9а—б*; 2, *1а—б*)

В нашем материале отмечены слабозаметные слизистые тяжи между клетками, имеющими в диаметре 2—3 мкм, которые не просматривались в многоклеточных колониях. Данный вид широко распространен на территории исследованного региона.

Обнаружен во всех типах водоемов.

Coenochloris piscinalis Fott
(рис. 2, *2а—в*)

Наблюдалось образование 4—8 автоспор с характерным размещением остатков клеточной оболочки. Размеры 8-клеточной колонии — 17 мкм в диам., отдельных клеток — 5—7 мкм.

Ровенская обл., Рокитнянский р-н, с. Дерть, пруд, в толще воды, 8 VIII 1982; Житомирская обл., Лугинский р-н, с. Литки, пруд, в толще воды, 7 VIII 1982; Киевская обл., Макаровский р-н, с. Ситняки, р. Здвиж, у дна, 15 VIII 1982, очень редко в указанных водоемах.

ЛИТЕРАТУРА

Воронихин Н. Н. К систематике рода *Scenedesmus* Meyen. — Бот. мат., 1949, т. 5, вып. 1—6, с. 25—27. — *Горячев П. П.* Некоторые общие черты изменчивости формы клеток у различных видов рода *Pediastrum*. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 5, с. 731—733. — *Коршиков О. А.* Підкласс протококові (*Protococcineae*). Вакуольні (*Vacuolales*) та протококові (*Protococcales*). — В кн.: Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1953. 439 с. — *Матвиенко А. М.*, *Краснощек Г. П.* О морфологических особенностях однорогого педиаструма (*Pediastrum simplex* Meyen). — Учен. зап. Харьк. ун-та, 1963, т. 141, № 2, с. 72—75. (Тр. НИИ биол. и биол. фак-та, т. 37). — *Морозова-Водяницкая Н. В.* Очерк рода *Pediastrum*. *Protococcaceae*. — Тр. Кубано-Черноморского краевого НИИ, 1923, т. 11, № 1, с. 3—35. — *Морозова-Водяницкая Н. В.* Гомологические ряды, как основа классификации рода *Pediastrum* Meyen. — Рус. архив протист., 1925, т. 6, вып. 1—2, с. 5—9. — *Обух П. А.* Хлорококковые водоросли Молдавии. Состав, таксономия, распространение и влияние на них некоторых антропогенных факторов. Кишинев: Штиинца, 1978. 98 с. — *Свиренко Д. О.* К вопросу о систематике подрода *Monactinium* A. Br. рода *Pediastrum* Meyen. — Журн. наук.-досл. катедр, 1926, т. 2, № 4, с. 41—52. — *Троицкая О. В.* Экспериментально-морфологические наблюдения над *Pediastrum simplex* Meyen. — Рус. архив протист., 1927, т. 6, вып. 1—4, с. 49—61. — *Троицкая О. В.* К морфологии и систематике протококковых водорослей. I. Наблюдения над морфологическими изменениями протококковых водорослей. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1933, сер. 2, № 1, с. 115—224. — *Царенко П. М.* Нові для флори СРСР види хлорококових водоростей. — Укр. бот. журн., 1983, т. 40, № 1, с. 74—79. — *Царенко П. М.* Хлорококковые водоросли водоемов Украинского Полесья: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1984а. 24 с. — *Царенко П. М.* Хлорококові водорості річок правобережної частини Українського Полісся. — Укр. бот. журн., 1984б, т. 41, № 1, с. 33—43. — *Шаларь В. М.* О массовом развитии протококковой водоросли *Pediastrum simplex* Meyen. — Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук, 1966, № 1, с. 39—42. — *Шаларь В. М.* Фитопланктон водоемов Молдавии: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1972. 51 с. — *Bartha Z.*, *Haydu L.*, *Horvath R.* et al. A zöldalgak (*Chlorococcales*), rendjenek, kishaltarozaja. — In: Felföldy L. (ed.). Vizügyi Hidrobiologia. Budapest, 1976, N 4, p. 343. — *Bigeard E.* Lesm *Pediastrum* d'Europe. — Trav. Lab. Bot. Univ. Cathol. Angres, 1933, N 5. 192 p. — *Bourrelly P.* Les algues d'eau douce. Initiation a la systematique. T. 1. Les algues vertes. Paris, 1966. 511 p. — *Hegewald E.* Vergleichende Beobachtungen an Herbarmaterial und Freilandmaterial von *Scenedesmus*. — Arch. Hidrobiol. Suppl., 1979, Bd 56, N 3, S. 264—286. — *Hindak F.* Studies on the chlorococcal algae (*Chlorophyceae*) 1, 2. — Biol. Prace, 1977, t. 23, N 4, p. 1—190; 1980, t. 26, N 6, p. 1—195. — *Hortobágyi T.* The microflora in the settling and subsoil water enriching bassins of the Budapest waterworks. Budapest: Akad. Kiado, 1973. 341 p. — *Komárek J.*, *Fott B.* *Clorophyceae*. Ordnung *Chlorococcales*. Das Phytoplankton des Süsswassers. Systematik und Biologie. T. 7, Hf. 1. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlangsbuchhandlung, 1983. 1040 S. — *Komárek J.*, *Perman J.* Review of the genus *Dictyosphaerium* (*Chlorococcales*). — Arch. Hydrobiol. Suppl., 1978, t. 51, N 2, p. 233—297. — *Starmach K.* Metody badania planktonu. Warszawa: PWN, 1955. 135 p. — *Sulek J.* Taxonomische Übersicht der Gattung *Pediastrum* Meyen. — In: Fott B. (ed.) Studies in Phycology. Prague, 1969, p. 197—261. — *Wittrock V.*, *Nordstedt O.* Algae aquae dulcis exciccatae praecipue scandinavicae. fasc. 5, N 235; fasc. 11, N 524. — Bot. Notiser, Lund, 1883, p. 145—152.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 4 III 1986.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 001.8 : 581.48

Т. И. Кравцова

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ ОЧЕНЬ МЕЛКИХ СЕМЯН

T. I. KRAVTSOVA. A TECHNIQUE FOR THE STUDY OF THE STRUCTURE OF MINUTE SEEDS

Предложенная L. Granel de Solignac (1970), усовершенствованная и широко использованная нами при исследовании семян заразиховых (*Orobanchaceae*) новая методика изготовления препаратов семенной кожуры для светового микроскопа имеет ряд преимуществ перед методом изучения семян с помощью сканирующего электронного микроскопа. Учитывая сходство структуры семенной кожуры у представителей многих крупных таксонов, можно предполагать, что данная методика окажется полезной при изучении пылевидных семян и в других семействах цветковых растений.

Исследование мелких пылевидных семян сопряжено со значительными методическими трудностями. В связи с этим заслуживает внимания методика приготовления препаратов семенной кожуры, предложенная L. Granel de Solignac (1970) для изучения пылевидных семян заразиховых. Согласно этой методике, 10—15 семян помещаются на 48 ч в 5%-ю щелочь (KOH). После тщательного промывания дистиллированной водой кожуру отделяют от размягченных в щелочи семян очень тонкими препаровальными иглами. В большинстве случаев кожура состоит из одного слоя клеток — наружной эпидермы интегумента. Кусочки семенной кожуры просветляют в молочной кислоте и монтируют на предметное стекло, после чего заключают в маникюрный лак. Нам удалось, несколько изменив методику, улучшить качество препаратов и сделать их более пригодными для микрофотографирования; мы заключали семенную кожуру в глицерин-желатин, предварительно подкрашивая ее генциан-виолетом.

На полученных таким способом препаратах (см. таблицу, *1*, *2*) можно изучать размеры и форму клеток эпидермы семенной кожуры. Кроме того, прозрачная пленчатая наружная тангентальная стенка этих клеток позволяет видеть скульптуру внутренних стенок, являющуюся важным признаком в систематике семейства.

Как показывает обзор литературы (Musselman, Mann, 1976; Attawi, 1977; Терёхин, 1977; Терёхин, Никитичева, 1981; Rubsamen, 1986, и др.), у представителей целого ряда семейств — *Burmanniaceae* Blume, *Corsiaceae* Beccari, *Orchidaceae* A. L. de Jussieu, *Orobanchaceae* Ventenat, *Scrophulariaceae* A. L. de Jussieu и других — имеется сходство морфолого-анатомического строения семян и в особенности семенной кожуры. Наблюдается значительная редукция структур семени — зародыша, эндосперма (если он сохраняется в зрелом семени), семенной кожуры, что обусловлено особенностями образа жизни этих растений, а именно паразитизмом в той или иной форме, причем разный тип паразитизма вызывает сходный результат. Так, согласно разработанной Э. С. Терёхиным (1977) классификации типов и форм паразитизма у цветковых растений, представители первых трех семейств относятся к типу аллелопаразитов, паразитирующих на микоризных грибах; представители других перечисленных семейств

паразитируют на цветковых растениях и являются ксенопаразитами. По-видимому, сходство строения семенной кожуры в этих семействах обусловлено также одинаковыми процессами распространения пылевидных семян. Для изучения их поверхности у представителей указанных семейств широко использовался сканирующий электронный микроскоп (Musselman, Mann, 1976; Attawi, 1977; Rubsamen, 1986, и др.). Он дает возможность наблюдать и изучать перечисленные выше признаки эпидермы семенной кожуры (см. таблицу, *3*). Ограниченность применения сканирующей электронной микроскопии в такого рода исследованиях связана с тем, что у ряда форм, у которых эпидермальные клетки семенной кожуры имеют слабовогнутую наружную тангентальную стенку, рассмотреть скульптуру внутренних клеточных стенок не удается (см. таблицу, *4*).

Поэтому методика, предложенная Granel de Solignac, малотрудоемкая и более доступная, чем использование сканирующего электронного микроскопа, является, на наш взгляд, наиболее приемлемой для широкого изучения семенной кожуры пылевидных семян. Она позволяет быстро исследовать много образцов семян одного вида и проанализировать как индивидуальную, так и внутривидовую изменчивость основных признаков семенной кожуры.

ЛИТЕРАТУРА

Терёхин Э. С. Паразитные цветковые растения. Эволюция онтогенеза и образ жизни. Л.: Наука, 1977. 220 с. — *Терёхин Э. С., Никитичева З. И.* Семейство *Orobanchaceae*. Онтогенез и филогенез. Л.: Наука, 1981. 228 с. — *Attawi F. A. J.* Morphologisch-anatomische Untersuchungen über den Parasitimus, die Entwicklungsweise und die Struktur der Haustorial-Organe von *Orobanche*-Arten sowie über Samenstrukturen bei *Orobanchaceae*: Dis. Giessen: Justus-Liebig-Univ. Giessen, 1977. 170 S. — *Granel de Solignac* L. Recherches de caractères nouveaux pour la classification des *Orobanchacées*. — Nat. Monspel. Ser. Bot., 1970, fasc. 21, p. 75—78. — *Musselman L. J., Mann W. F.* A survey of surface characteristics of seeds of *Scrophulariaceae* and *Orobanchaceae*, using scanning microscopy. — Phytomorphology, 1976, vol. 26, N 4, p. 370—378. — *Rubsamen T.* Morphologische, embryologische und systematische Untersuchungen an *Burmanniaceae* und *Corsiaceae* (Mit Ausblick aufdie *Orchidaceae — Apostasioideae*): Dis. Bot. Berlin; Stuttgart: Cramer, 1986. 310 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 XI 1986.

УДК 581. 526 : 55

Бот. журн., т. 73, № 1

С. И. Зарубин

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ И ПОРЯДКА ДОМИНИРОВАНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ В ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВАХ

S. I. ZARUBIN. METHOD OF DETERMINATION OF STABILITY AND PREDOMINANCE ORDER OF COENOPOPULATIONS IN HERBACEOUS COMMUNITIES

На основе 15-летних наблюдений (1972—1986 гг.) за 45 травяными фитоценозами лесостепной зоны Тюменской обл. излагается методика определения устойчивости и порядка доминирования ценопопуляций. Приводится пример обработки разового описания с использованием коэффициента доминирования, и результаты сравниваются с действительным положением ценопопуляций сообщества за 9 лет его развития.

Значение доминантов растительных сообществ общеизвестно как в теоретическом, так и в практическом плане. Интерес к доминантам со стороны исследователей настолько велик, что только простое перечисление всех работ по этому

вопросу привело бы к значительному увеличению объема данной статьи. Достаточно ознакомиться, с отдельными работами (Раменский, 1950; Раменский и др., 1956; Марков, 1958; Трасс, 1976), чтобы полнее понять важность поднимаемого нами вопроса.

В геоботанической литературе (Ниценко, 1965, 1970; Трасс, 1965, 1976; Миркин, 1974; Миркин, Розенберг, 1983, и др.) сделано много справедливых замечаний по вопросу использования доминантов для определения типов травяных сообществ — ассоциаций. Критика доминантного подхода к классификации таких сообществ основана на неустойчивости обилия и широком экологическом диапазоне доминантов.

Необходимость поиска ответов на критику диктуется тем, что обилие ценопопуляции — важный критерий оценки роли вида в создании фитоценоза. Анализируя признаки, относящиеся к отдельным видам, В. И. Василевич пишет: «Наиболее важной фитоценотической характеристикой вида является его обилие» (1969: 110—111). И с этим трудно не согласиться. Еще ранее Л. Г. Раменский (1950) установил, что высокое обилие растений наблюдается лишь в узком диапазоне условий их произрастания.

Для выделения растительных ассоциаций неудобно использовать только относительно неустойчивые доминанты. Но мы еще не знаем, какие травяные виды растений неустойчивы в своем обилии, поэтому вывод о непригодности использования доминантов в классификации травяных сообществ преждевременный. Не следует забывать и то, что практические проблемы рационального использования и охраны растительности эффективнее разрешаются на основе классификаций, составленных по доминантам сообществ.

С целью изучения устойчивости обилия и доминирования ценопопуляций травяных сообществ мы провели 15-летние наблюдения над 45 фитоценозами в лесостепной зоне Тюменской обл. Было выявлено 52 вида, проявившие себя как доминанты. Результаты наблюдений показали, что значительная часть доминантов устойчива во времени.

Для объективной оценки устойчивости обилия доминирующих ценопопуляций вполне пригоден коэффициент вариации (v), который «будучи отвлеченным числом, выраженным в процентах, дает возможность сравнивать варьирование признаков разной размерности» (Доспехов, 1968: 221). Несомненно, этот коэффициент очень удобен для сравнения изменчивости обилия ценопопуляций и урожая за определенный период времени. Хорошо отражая колебания, коэффициент вариации зависит от среднего значения, которое может и не показывать доминирующего положения ценопопуляций. Коэффициент вариации свободен от доминирующих значений обилия, а потому и не пригоден для определения устойчивости доминирования популяций. Многие малообильные и массовые ценопопуляции имеют одинаковую величину изменчивости.

Для того чтобы какой-то коэффициент отражал устойчивость доминирования ценопопуляций, нужно поставить его значение в зависимость от нижнего предела доминирования. Но мы еще не знаем, какое значение оценки обилия следует принимать за начало доминирования. В литературе этот вопрос не обсуждался. Раменский с соавторами (1956) при составлении экологических шкал за начало массового развития популяций приняли 8 % проективного покрытия. Никаких обоснований в пользу этого авторы не приводят. Можно только предполагать, что Раменский за начальный показатель массового развития популяций принимал среднее из средних значений проективных покрытий всех ценопопуляций множества сообществ. Когда мы определили средние значения популяций 45 сообществ, а из них — общее среднее, то последнее было равно 8 %, с колебанием от 4.0 до 25 и наибольшими частотами 7.8—8.2.

Для вычисления коэффициента устойчивости доминирования ценопопуляций (УДЦ) мы считаем более целесообразным за нижний предел доминирования принять среднее значение масс всех популяций конкретного сообщества. Если бы

ТАБЛИЦА 1

Характеристика полевицево-луговоовсяницевого с мятликом луговым сообщества за 1974—1982 гг. развития

Название растения	Проективное покрытие ценопопуляций, %									Устойчивость популяции, %	$\bar{m}$	v	УДЦ	ПДЦ	Место ценопопуляций
	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982						
Trifolium pratense	80	60	10	0.8	0.6	0.5	0.5	0.4	0.2	100	17.0	180.1	0.3	5.1	4
Festuca pratensis	10	20	30	35	40	30	20	20	20	100	25.0	37.4	1.0	25.0	1
Agrostis gigantea	7	10	20	30	30	20	18	18	20	100	19.2	39.9	1.0	19.2	2
Achillea millefolium	1	4	5	2	0.5	0.5	0.5	5	4	100	2.2	86.1	0.2	0.4	7
Poa pratensis	1	2	3	5	16	20	30	30	30	100	15.2	80	0.7	10.6	3
Vicia cracca	1	0.8	5	1	0.5	0.5	0.4	0.2	0.1	100	1.0	141.0	0.1	0.1	9
Potentilla anserina	1	0.7	0.6	0.1	1	5	10	12	10	100	4.4	108.1	0.4	1.7	5
Elytrygia repens	0.5	0.5	1	1	1	3	7	7	5	100	2.9	95.1	0.3	0.9	6
Phleum pratense	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	1	3	4	3	100	1.4	—	—	—	—
Sonchus arvensis	0.5	0.5	0.5	—	—	—	—	—	—	33	0.16	—	—	—	—
Calamagrostis epigeios	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	100	0.5	—	—	—	—
Cirsium setosum	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	100	0.55	—	—	—	—
Plantago urvilei	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	100	0.5	—	—	—	—
Melilotus album	0.1	0.1	0.1	0.2	0.5	—	—	—	—	55	0.2	—	—	—	—
Ranunculus acer	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	100	0.5	—	—	—	—
Artemisia laciniata	0.2	0.2	0.2	0.2	—	—	—	—	—	44	0.2	—	—	—	—
Medicago falcata	0.5	0.5	0.1	0.1	0.1	—	—	—	—	55	0.2	—	—	—	—
Cirsium canum	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	100	0.5	—	—	—	—
Trifolium repens	—	—	—	0.5	0.5	4	5	4	3	66	1.9	109.9	0.1	0.2	8
Glechoma hederacea	—	—	—	0.1	0.1	0.9	0.8	0.5	0.5	66	0.3	—	—	—	—
Potentilla argentea	—	—	—	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	66	0.3	—	—	—	—
Stellaria graminea	—	—	—	—	—	—	0.8	0.5	0.2	33	0.16	—	—	—	—
Cerastium holostoides	—	—	—	—	—	—	0.5	0.5	0.5	33	0.16	—	—	—	—
Taraxacum officinale	—	—	—	—	—	—	0.1	0.5	0.8	33	0.16	—	—	—	—
Урожай (ц/га) массы в воздушно-сухом состоянии	25	24	32	35	30	23	22	24	25	—	25.5	18.4	—	—	—
Нижний предел доминирования	5.8	5.6	4.2	4.0	5.2	5.1	5.0	5.2	5.0	—	5.0	32.0	—	—	—

все виды, вступившие в сообитание, имели одинаковые механизмы размножения, расселения зачатков, сходные отношения к среде и друг к другу, то их массы были бы одинаковыми. Длительность сохранения обилия ценопопуляции в среднем и более высоких значениях массы всех популяций сообщества указывает на устойчивость ее доминирования. В этой связи коэффициент УДЦ можно определить через отношение числа лет развития ценопопуляции в доминирующем положении (n') к общему числу лет наблюдений (n) над фитоценозом. Отсюда

$$\text{УДЦ}=n'/n$$

Величина УДЦ зависит от потенциальных возможностей вида развивать и удерживать доминирующее обилие на протяжении своего развития в условиях конкретного фитоценоза. С помощью этого коэффициента мы можем выделить главенствующие популяции и определить порядок их доминирования в сообществе. Однако сам по себе коэффициент устойчивости не раскрывает положения вида в сообществе. Как показывает табл. 1, разные популяции имеют одинаковый коэффициент устойчивости, хотя массы их различны.

Порядок доминирования ценопопуляций (ПДЦ) зависит одновременно и от среднего значения массы ($\bar{m}$), и от УДЦ. В связи с этим мы можем значение ПДЦ отразить произведением $\bar{m}\cdot$УДЦ, т. е. ПДЦ$=\bar{m}\cdot$УДЦ. Это удобно, так как единицы измерения ПДЦ остаются в единицах измерения $\bar{m}$.

Хотя название показателя ПДЦ не совсем удачное, но, учитывая, что он раскрывает реальное положение доминирующего вида в сообществе, оставляем его. Тем более что по значениям ПДЦ мы определяем места ценопопуляций в сообществе. Чем больше значение ПДЦ, тем выше место. Покажем это на примере. Подставив в формулу данные табл. 1, получим: для *Trifolium pratense* ПДЦ$=17\cdot0.3=5.1$ (4-е место), для *Festuca pratensis* ПДЦ равен 25.0 (1-е), *Agrostis gigantea* — 19.2 (2-е), *Poa pratensis* — 10.6 (3-е).

Указанные 4 популяции для данного сообщества будут главенствующими, так как их ПДЦ больше, чем у всех остальных популяций. Таким образом, ПДЦ отражает реальное положение вида в многолетнем развитии сообщества.

Возможен упрек в излишестве определения коэффициента ПДЦ, поскольку о порядке доминирования ценопопуляций можно судить и по среднему значению массы. Действительно, в самом приближенном виде так можно делать. Но анализ 15-летних наблюдений показал, что многие виды способны давать только кратковременные вспышки обилия. Это очень повышает среднее значение массы популяции, что не соответствует ее действительному положению в сообществе. Так, *Trifolium pratense* имел проективное покрытие в 1974 г. 80 %, в 1975 — 60, 1976 — 10, а с 1977 по 1982 — менее одного процента (табл. 1). Среднее значение его массы ($\bar{m}=17$) за все годы наблюдения было реализовано только дважды. И если за критерий оценки положения *Trifolium pratense* в данном сообществе будет взята только $\bar{m}$, то результаты окажутся завышенными. Коэффициент УДЦ делает оценку положения популяции в сообществе более объективной. ПДЦ указывает, что *Trifolium pratense* занимает в данном сообществе четвертое место.

Конечно, легко судить о позиции ценопопуляции по данным многолетних наблюдений. Гораздо сложнее это сделать по однократному описанию, соответствующему только одному моменту периода развития фитоценоза. А ведь для классификации растительных сообществ часто используется информация, состоящая из их слепков (разовых описаний), по которым невозможно судить ни об изменчивости, ни о средней массе, ни тем более об устойчивости доминирования ценопопуляций в многолетнем цикле развития.

Для объективности оценки позиции ценопопуляции в сообществе по однократному описанию мы (Зарубин, 1976, 1981) использовали коэффициент доминирования (q). В этом случае ПДЦ определяется по формуле

$$ПДЦ = \frac{mq}{\sum_{i=1}^{n} m_i q_i} 100,$$

где m — масса ценопопуляции, q — коэффициент доминирования вида, n — число ценопопуляций в сообществе.

Ранее коэффициент доминирования (q) определялся нами (Зарубин, 1981) через отношение числа доминирующих ценопопуляций (c) к общему числу ценопопуляций (d) вида изучаемой территории по формуле

$$q = c/d.$$

Это мы мотивировали тем, что чем чаще вид встречается в форме доминирующей популяции на фоне общей встречаемости, тем сильнее его ценотические свойства (большая конкурентная способность, устойчивее доминирование). Так, *Carex cespitosa* на 10 000 га сырых лугов имел 210 ценопопуляций, из которых 168 были доминирующими. Отсюда значительный коэффициент ее доминирования (0.8). Наши наблюдения показали, что *Carex cespitosa* сохраняет свое господствующее положение на сырых лугах более 40 лет. Напротив, виды с низким значением q редко занимают в ценозах господствующее положение. Их доминирование эфемерное. Это дает нам основание полагать, что с помощью сравнения коэффициентов доминирования довольно удачно можно оценивать ценотическую роль вида. Следовательно, он может быть использован для определения ПДЦ по одному описанию фитоценоза.

Для доказательства правомерности использования q мы приводим пример обработки за 1975 г. описания лугово-клеверного сообщества (табл. 1, 2), где результаты, полученные от использования коэффициента доминирования, сравниваются с результатами многолетних наблюдений. Значение q для каждого вида определено как отношение числа лет доминирования популяций к общему числу лет развития во всех наблюдаемых сообществах, в которых они встреча-

ТАБЛИЦА 2

Пример обработки описания лугово-клеверного сообщества с использованием коэффициента доминирования растений

Название растения	Проективное покрытие (m, %)	q	mq	ПДЦ	Результаты многолетних наблюдений			Позиция популяций
					$\bar{m}$	УДЦ	ПДЦ	
Trifolium pratense	60	0.03	1.8	8.25	17.0	0.3	5.1	4
Festuca pratensis	20	0.54	10.8	49.54	25.0	1.0	25.0	1
Agrostis gigantea	10	0.62	6.2	28.44	19.2	1.0	19.2	2
Achillea millefolium	4	0.026	0.1	0.46	2.2	0.2	0.4	7
Poa pratensis	2	0.70	1.4	6.42	15.2	0.7	10.6	3
Vicia cracca	0.8	0.09	0.07	0.32	1.0	0.1	0.1	8
Potentilla anserina	0.7	0.03	0.02	0.09	4.1	0.4	1.7	5
Elytrygia repens	0.5	0.29	0.15	0.69	4.5	0.3	0.9	6
Phleum pratense	0.5	0.40	0.20	0.92	1.4	—	—	
Sonchus arvensis	0.5	0.03	0.02	0.09	0.16	—	—	
Calamagrostis epigeios					0.5	—	—	
Cirsium setosum					0.55	—	—	
Plantago urvilei					0.5	—	—	
Melilotus album	1.0	0.04	0.04	0.18	0.2	—	—	
Ranunculus acer					0.5	—	—	
Artemisia laciniata					0.2	—	—	
Medicago falcata					0.2	—	—	
Cirsium canum					0.5	—	—	

лись. Например, вид *Festuca pratensis* развивался в 10 сообществах. Суммарное число лет развития его ценопопуляций составило 105, из которых 57 он находился в доминирующем положении. Отсюда

$$q = \frac{57}{105} = 0.54.$$

По существу в вычислении значения q лежат те же принципы, что и при определении коэффициента УДЦ конкретного сообщества. Разница лишь в том, что q отражает устойчивость доминирования вида во множестве сообществ, а УДЦ — в одном сообществе за много лет его развития. Как видно, значение q для *Festuca pratensis* определено по данным 15 лет развития из 10 фитоценозов. Сходные результаты получены по данным 187 маршрутных описаний, в которых вид 116 раз зарегистрирован в доминирующем положении.

Как видно из табл. 2, результаты, полученные с использованием q, сходны с результатами многолетних наблюдений. Основные доминанты сообщества получили объективную оценку. ПДЦ отражает их действительное положение во флуктуационном развитии сообщества и тем самым указывает на потенциальные возможности видов в конкретных условиях занять те или иные позиции, о необходимости выявления которых писал еще А. А. Ниценко (1965).

Различия абсолютных значений ПДЦ (табл. 2) объясняются тем, что величина q определена по данным множества фитоценозов, а сравнение производится с данными одного конкретного сообщества. Следует заметить, что нас интересуют места ценопопуляций в сообществе, а не величины, посредством которых они определены. Данные табл. 2 указывают на то, что описание лугово-клеверной модификации, сделанное в 1975 г., принадлежит полевицево-лугово-овсяницевому с мятликом луговым сообществу.

Это подтверждают и результаты статистической обработки данных многолетних наблюдений. Как показывает табл. 3, обилие *Festuca pratensis*, *Agrostis gigantea* и *Poa pratensis* во много раз устойчивее обилия *Trifolium pratense*. Флористический состав сообщества подвержен большей изменчивости, чем обилие основных доминантов. При этом следует заметить, что из всех 45 сообществ, взятых нами под многолетнее наблюдение, данное сообщество во флористическом отношении самое устойчивое.

ТАБЛИЦА 3

Изменчивость основных признаков полевицево-лугово-овсяницевого сообщества

Основные признаки сообщества	Статистические показатели			
	$\bar{x}$	s	$s_{\bar{x}}$	v
Общность флористического состава, %	75.5	27.8	9.2	37.6
Урожай (ц/га массы в воздушно-сухом состоянии)	25.5	4.7	1.6	18.4
Проективное обилие основных доминантов, %:				
суммарное	75.0	7.5	2.3	10.0
Trifolium pratense	17.0	30.9	10.2	180.1
Festuca pratensis	25.0	9.3	3.1	37.4
Agrostis gigantea	19.2	7.7	2.6	39.9
Poa pratensis	15.2	12.8	4.2	80.0
Нижний предел доминирования (m ценопопуляций)	5.0	1.6	0.5	32.0

Примечание. Условные обозначения статистических показателей даны по Б. А. Доспехову (1968).

Обсуждение вопросов устойчивости флористического состава выходит за пределы данной статьи и заслуживает особого внимания.

Таким образом, изложенная методика позволяет объективно оценить положение ценопопуляций в развивающемся сообществе и прогнозировать их количественные соотношения.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта. М.: Колос, 1968. 336 с. — *Зарубин С. И.* Анализ доминантов травяных растительных сообществ лесостепной зоны Тюменской области. — В кн.: Структура и динамика растительного покрова. М.: Наука, 1976, с. 136—138. — *Зарубин С. И.* Роль доминирующих видов в сложении травяных растительных сообществ Тоболо-Ишимской лесостепи. — В кн.: Растительный покров Тюменской области. Тюмень: Изд-во ТГУ, 1981, с. 38—50. — *Марков М. В.* О доминантах фитоценоза по работам советских геоботаников. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 4, с. 504—515. — *Миркин Б. М.* Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука, 1974. 174 с. — *Миркин Б. М.*, *Розенберг Г. С.* Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 134 с. — *Ниценко А. А.* О фитоценотипах. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 6, с. 797—811. — *Ниценко А. А.* Явления конвергенции и дивергенции в растительном покрове. — Экология, 1970, № 2, с. 72—82. — *Раменский Л. Г.* Классификация земель по их растительному покрову. — Пробл. ботаники. 1950, вып. 1, с. 484—512. — *Раменский Л. Г.*, *Цаценкин И. А.*, *Чижиков О. Н.*, *Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с. — *Трасс Х. Х.* О значении доминантов растительных сообществ для классификации растительного покрова. — Пробл. современной ботаники, 1965, т. 1, с. 247—250. — *Трасс Х. Х.* Геоботаника: История и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 252 с.

Тюменский сельскохозяйственный институт.

Получено 23 III 1987.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 580.027.2 (571.53.54)

Г. П. Семенова, М. М. Иванова

ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ СИБИРИ: *CYPRIPEDIUM GUTTATUM* (*ORCHIDACEAE*), *IRIS LAEVIGATA* (*IRIDACEAE*), *VIOLA ALEXANDROWIANA*, *V. DACTYLOIDES* (*VIOLACEAE*)

G. P. SEMYONOVA, M. M. IVANOVA. CHARACTERIZATION OF COENOPOPULATIONS OF SOME RARE SIBERIAN PLANTS: *CYPRIPEDIUM GUTTATUM* (*ORCHIDACEAE*), *IRIS LAEVIGATA* (*IRIDACEAE*), *VIOLA ALEXANDROWIANA*, *V. DACTYLOIDES* (*VIOLACEAE*)

Выявлены местонахождения редких видов флоры Сибири в пределах известных ареалов: *Cypripedium guttatum*, *Iris laevigata*, *Rhynchospora alba* и *Viola dactyloides*. Для *Viola alexandrowiana* все 3 описанных местонахождения являются новыми для науки. На основании изучения распределения особей в ценозе, их численности, морфоструктуры и репродуктивных показателей дана оценка состояния ценопопуляций видов: *Cypripedium guttatum* и *Iris laevigata* имеют низкий эколого-биологический потенциал, *Viola alexandrowiana* и *V. dactyloides* — высокий.

Первоочередные действенные меры охраны редких растений — это проведение инвентаризации местонахождений, оценка состояния ценопопуляций в конкретных местообитаниях и изучение их биологии. Особого внимания заслуживают классические местонахождения, т. е. где описан тип вида. Сравнение полученных показателей морфологических признаков вида с описанием типа (протолога) даст возможность определить направленность изменения экологических условий данного местообитания. Изучение по единой методике состояния вида во всех местообитаниях позволит найти его экологический оптимум, разработать меры охраны и выделить наиболее перспективные ценопопуляции для интродукции.

Мы исследовали ценопопуляции четырех видов, произрастающих в Сибири: *Iris laevigata* Fisch. et Mey., *Cypripedium guttatum* Sw., *Viola alexandrowiana* (W. Beck.) Juz., *V. dactyloides* Schult. Первый вид внесен в список редких растений СССР (Красная книга, 1975; Красная книга СССР, 1978; Редкие и исчезающие виды флоры СССР. . ., 1981; Красная книга, 1984), остальные относятся к редким растениям, подлежащим охране на территории Сибири (Малышев, Пешкова, 1979; Редкие и исчезающие растения Сибири, 1980).

Методика

Для каждого вида мы указываем местообитание, флористический состав ценоза, численность, жизненное состояние. В основу нашего исследования положена методика Т. А. Работнова (1950, 1960) с некоторыми дополнениями по

определению семенной продуктивности (Дюрягина, Иванова, 1985). При изучении ареалов видов мы пользовались «Флорой СССР» (1935, 1949), «Флорой Центральной Сибири» (1979), работой Л. И. Малышева и Г. А. Пешковой (1979), а также материалами Гербария имени М. Г. Попова, хранящимися в Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР (г. Новосибирск).

Для изучения состояния ценопопуляции были выделены отличительные признаки, характеризующие данный вид, из диагноза таксона по «Флорам». Общими признаками являются высота растений, размеры листа, цветка, плода, число семян и семяпочек в плоде, коэффициент завязывания семян, семенная продуктивность. Среднее число цветков и плодов для одного растения определяли в период цветения и начала диссеминации путем подсчета их на 20—30 особях методом случайных выборок. Численность особей учитывали на 10—30 площадках, метрические измерения проводили на 30—40 растениях, число семян и семяпочек подсчитывали в 30—50 плодах. Учитывали все особи, разделяя их на 3 группы: всходы, вегетативные и генеративные. Суммарный подход обусловлен тем, что, исключив метод раскопок при определении возраста растений, мы не могли знать возраст отдельных особей. Трудно определить возраст у видов рода *Viola*, у которых при быстром ходе развития смена состояний выражена недостаточно отчетливо.

Для определения размеров листа фиалок и касатика гладкого брали самый крупный дефинитивный лист. Длину листовой пластинки у фиалок измеряли от верхушки до нижнего края, а семена и семяпочки подсчитывали в нераскрывшихся зрелых плодах с помощью ручной лупы при увеличении 10^x (диаметр семяпочки всего около 1 мм). Критерий зрелости плодов и семян фиалок — вертикальное положение плодоножки и коробочки. После растрескивания плода семяпочки, незавязавшие семена, просчитать нельзя, так как створки смыкаются очень плотно. Нераскрывшиеся зрелые плоды можно сохранять непродолжительное время, поместив их во влажную бумагу.

Общую семенную продуктивность у фиалок подсчитать трудно, так как начиная с середины июня и до конца сентября идет последовательное созревание плодов от клейстогамных цветков. Доля плодов от хазмогамных цветков незначительна. В статье приведены репродуктивные показатели для фиалок на период наблюдений (дата указана в таблицах). У касатика гладкого коробочки крупные, при засыхании створки мало деформируются, в них хорошо видны семяпочки и семена, поэтому считать их можно в любое время после сбора плодов.

Результаты исследования

Iris laevigata (*Iridaceae*) — касатик гладкий (рис. 1) — многолетнее травянистое растение. Распространен в Восточной Сибири (Иркутская и Читинская области, Бурятская и Якутская АССР), на Дальнем Востоке (Амурская и Сахалинская области, Приморский и Хабаровский края), в Китае и Японии. Растет на травяных болотах, берегах рек и озер, сырых лугах. Тип вида описан с Байкала (Флора, СССР, 1935: 524).

Нами была исследована ценопопуляция касатика гладкого на сфагновом болоте по берегу оз. Тыклинского в 400 м от с. Выдрино, расположенного на левом берегу р. Снежной, вблизи ее впадения в Байкал. На болоте ясно прослеживается поясное распределение растительности: на сплавине у уреза воды первый — вахтовый пояс (*Menyanthes trifoliata* L.), второй — касатиково-сфагновый, третий — березово-сфагновый. Первый и второй пояса сильно увлажнены, занимают полосу 5—6 м шир. К ним примыкает березово-сфагновый, более повышенный кочкарный и менее увлажненный. Касатик гладкий растет только во втором поясе. Доминантами его являются *Sphagnum orientale* (L.) Savisz., *Iris laevigata*, *Carex paupercula* Michx., *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr., менее обильны *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Drosera anglica*

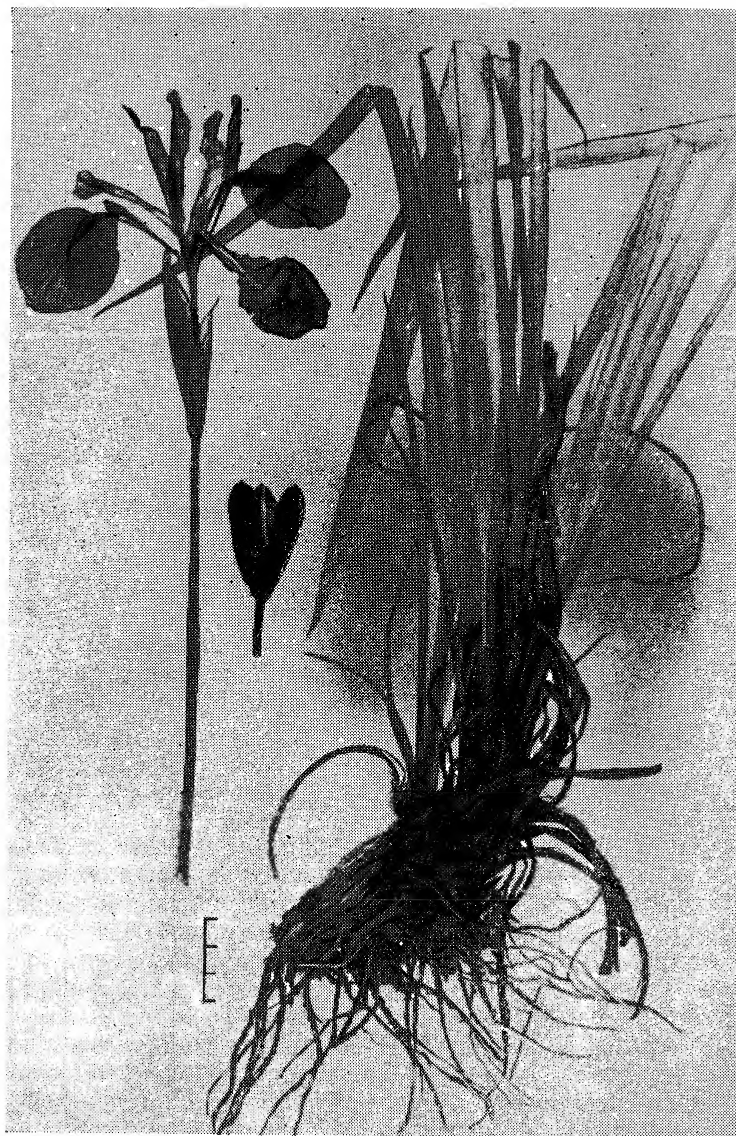


Рис. 1. *Iris laevigata*. Оз. Тыклинское.
Здесь и на рис. 2 масштаб: одно деление — 1 см.

Huds., много всходов *Betula pubescens* Ehrh. Третий, березово-сфагновый, пояс характеризуется обилием низкорослых деревьев *Betula pubescens*, реже встречается *Pinus sibirica* Du Tour и *Pinus sylvestris* L. В травяно-кустарничковом ярусе обильны кустарнички *Andromeda polifolia* L., *Ledum palustre* L., *Vaccinium uliginosum* L., реже встречается *Empetrum sibiricum* V. Vassil., из травянистых растений преобладают *Carex cinerea* Poll., *Carex limosa* L., менее обилен *Eriophorum brachyantherum* Trautv. et Mey.

Озеро зарастает, растительность продвигается в глубь его. Об этом свидетельствует внедрение *Betula pubescens* в касатиково-сфагновый пояс.

В ценопопуляции касатика гладкого преобладают всходы и вегетативные особи (табл. 1). Ценопопуляция многочисленная: на 1 м^2 приходится 57.5 ± 5.52

особи. Территориальное распределение особей в ценозе равномерное. Третьего июля отмечено массовое цветение. Растения хорошо развиты, мощные (табл. 1). Цветки крупные (диаметр цветка 15.2±0.2 см), длина наружной доли околоцветника 5.3±0.1 см, ширина 4±0.7 см. Цветки фиолетовые или фиолетово-лиловые с темными жилками, которые придают им бархатистый оттенок. Растения имеют обычно два цветка, реже один. Листья сизовато-зеленые. По высоте они ниже цветоносов. Четвертого сентября наблюдалось массовое созревание семян. Репродуктивные показатели растений низкие (табл. 1): коэффициент завязывания плодов 13.5 %. Отсутствие касатика гладкого в березово-сфагновом поясе может свидетельствовать, по-видимому, о его слабой конкурентной способности по отношению к другим видам.

Другая ценопопуляция касатика гладкого описана в 15 км к востоку от с. Выдрино в устье р. Выдриной, где входит в состав касатиково-сфагнового фитоценоза. Площадь ценопопуляции около 100 м². В ценозе доминируют *Sphagnum orientale*, *Iris laevigata*, *Oxycoccus palustris* Pers., менее обильны *Carex lasiocarpa* Ehrh., *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Scheuchzeria palustris* L. Изредка встречаются *Comarum palustre* L., *Drosera anglica*, *Menyanthes trifoliata*, *Neumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb., *Pedicularis palustris* L.

Из перечисленных видов, кроме касатика гладкого, редким растением является *Rhynchospora alba* (*Cyperaceae*) — очеретник белый. Он включен в список охраняемых растений Сибири (Малышев, Пешкова, 1979; Редкие и исчезающие растения Сибири, 1980). Вид образует чистые заросли, что свидетельствует

ТАБЛИЦА 1

Морфобиологическая характеристика ценопопуляций *Iris laevigata* (3 VII и 4 IX 1984)

Признак	Оз. Тыклинское			Устье р. Выдриной			
	M	±*m*	*C*, %	*M*	±*m*	*C*, %	*t*
Число генеративных особей на 1 м²	1.3	0.51	123.0	0.7	0.29	108.57	1.02
Число вегетативных особей на 1 м²	50.0	5.04	31.86	19.57	1.36	18.39	5.83
Число всходов на 1 м²	6.2	1.03	52.58	2.29	0.68	78.6	3.17
Высота растений, см	46.1	0.86	10.18	43.9	1.09	13.62	1.58
Число побегов	2.5	0.14	31.2	2.73	0.13	27.1	1.20
Число листьев	9.3	0.64	37.98	7.95	1.05	23.12	1.1
Длина листа, см	59.3	1.84	9.8	63.68	1.68	14.46	1.7
Ширина листа, см	1.5	0.07	24.0	1.65	0.05	18.18	1.74
Число цветков	1.9	0.005	13.47	2	0	0	0
Число плодов	0.27	0.09	192.8	0.77	0.1	74.02	3.72
Длина плода, см	3.7	0.18	14.19	3.63	0.15	19.83	0.3
Ширина плода, см	1.3	0.06	14.24	1.44	0.03	9.72	2.1
Число семян в плоде	59.2	8.88	42.46	86.3	7.35	40.9	2.35
Число семяпочек в плоде	151.3	14.92	27.91	156.2	5.7	17.56	0.31
Коэффициент завязывания плодов, %	13.33	4.75	195.34	38.39	5.19	74.14	3.55
Коэффициент завязывания семян, %	39.97	5.35	37.91	54.0	4.16	36.96	2.07
Реальная семенная продуктивность	67.7	13.54	52.98	94.5	9.69	46.97	1.61
Потенциальная семенная продуктивность	173.0	29.91	45.82	171.05	11.09	29.68	0.06

Примечание. Здесь и в табл. 2—5: *M* — средняя арифметическая, *m* — ошибка средней арифметической, *C* — коэффициент вариации, *t* — критерий достоверности различий между признаками. Значение достоверности различий по критерию Стьюдента подчеркнуто в тех случаях, когда различие между признаками растений достоверно при уровне значимости 0.01.

о благополучии его в данном экотопе. Сравнение двух исследованных ценопопуляций показало, что между ними нет существенных различий по морфологическим признакам, числу семяпочек, потенциальной семенной продуктивности.

Наиболее выражены различия по числу вегетативных особей на 1 м^2, по числу плодов и коэффициенту их завязывания. Ценопопуляция с устья р. Выдриной отличается бо́льшим числом вегетативных особей, всходов и меньшим числом плодов на растении. Это обусловлено как фитоценотическими, так и возрастными различиями ценопопуляций. Исходя из закономерности зарастающих озер — самые молодые стадии сообщества находятся у берегов, а более старые удалены от них (Одум, 1975) — следует, что сообщество на берегу оз. Тыклинского более молодое, в устье р. Выдриной более зрелое. Последнее сообщество включает 11 видов, при этом увеличение разнообразия видов сопровождается уменьшением доминирования *Iris laevigata* и *Menyanthes trifoliata*.

Учитывая, что плотность ценопопуляции, т. е. число особей на единицу площади, — один из важных экологических показателей, можно судить об условиях местообитания на побережье оз. Тыклинского, как более благоприятных, а в устье р. Выдриной менее благоприятных. Репродуктивная способность обеих ценопопуляций низкая, что, вероятно, вызвано неблагоприятными условиями опыления: как правило, из двух имеющихся цветков на одном цветоносе только из верхнего образуется плод, а нижний засыхает. Большинство растений ценопопуляции оз. Тыклинского после цветения вообще не завязало плодов. Низкие коэффициенты завязывания плодов и семян обеих ценопопуляций говорят об их низком эколого-биологическом потенциале (табл. 1).

Мы сравнили полученные данные с описаниями по «Флоре СССР» (1935 : 524). Параметры морфологических признаков растений исследованных ценопопуляций находятся в пределах параметров признаков вида, описанного во «Флоре Центральной Сибири». В упомянутых «Флорах» отмечено, что побег несет от 2 до 4 цветков, в исследованных нами ценопопуляциях их всегда 2. Это, возможно, еще один признак, свидетельствующий о молодости данных ценопопуляций.

Iris laevigata — типичный гидрофит, занимая топкие болота зарастающих озер, входит в состав сукцессионных сообществ. Для этого вида характерны низкие репродуктивные показатели и слабая конкурентная способность.

Принятые меры охраны: вид включен в союзные и региональные списки охраняемых растений СССР, охраняется в заповедниках (Красная книга СССР, 1984), интродуцирован в ботанические сады (Редкие и исчезающие виды природной флоры СССР. . ., 1983). Необходимые действенные меры: инвентаризация и выявление всех местонахождений, систематический контроль за количественным и качественным состоянием популяций, интродукция в ботанические сады для глубокого и сравнительного изучения биологии вида в природе и культуре с целью выявления факторов, обусловливающих низкую репродукцию растений, полный запрет их сбора.

Viola alexandrowiana (*Violaceae*) — фиалка Александрова (рис. 2) — многолетнее травянистое растение, обитает в прирусловых лесах, приречных галечниках, на влажных каменистых склонах под скалами. Эндемик Центральной Сибири, имеющий прерывистое распространение (Красноярский край, села Новоселово и Шушенское; Иркутская обл., с. Култук и г. Слюдянка на Байкале, с. Тибельти на р. Иркут и устье р. Взъемной (приток Иркута); села Тутура и Жигалово на р. Лене; Бурятская АССР, села Аршан, Туран, Хайтогол, Нилова Пустынь в Тункинской долине и с. Нижняя Куртуга по р. Джиде). Тип описан из района Верхоленска, с. Тутура.

Мы обнаружили и исследовали 3 новых местонахождения фиалки Александрова в Иркутской обл. Два из них (в окрестностях сел Введенщина и Баклаши) находятся в 20—30 км ниже по течению от известных пунктов сбора в долине р. Иркута (села Тибельти и Быстрая). Третье местонахождение (в окрестностях

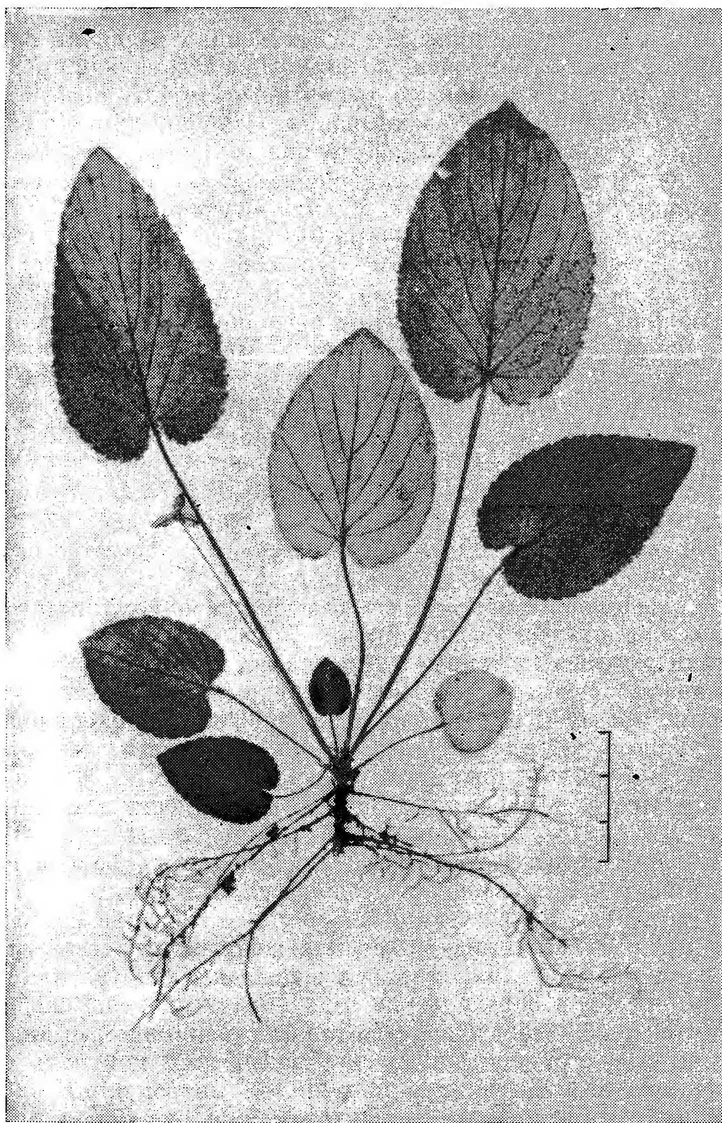


Рис. 2. *Viola alexandrowiana*. С. Введенщина.

г. Нижнеудинска) расположено в 400 км к западу от известных пунктов на р. Лене и на таком же удалении на северо-запад от пунктов сбора в Тункинской долине. Оно лежит в 500 км к востоку от самых западных местонахождений в Красноярском крае.

В окрестностях сел Введенщина и Баклаши фиалка Александрова входит в состав пойменного сосново-березового леса, образуя отдельные мелкие ценопопуляции. Мы исследовали 2 ценопопуляции, удаленные друг от друга на 5 км. Обе ценопопуляции располагаются на правом берегу р. Иркут. Первая — в 2 км от с. Введенщина ниже по течению реки, вторая — в 1 км от с. Баклаши напротив с. Пионерского, расположенного на левом берегу р. Иркут.

Около с. Введенщина фиалка Александрова растет в разреженном сосново-березовом лесу на возвышенных участках. Почва песчаная, хорошо увлажнен-

ная. Площадь ценопопуляции около 100 м². В составе фитоценоза отмечено 30 видов. В древостое преобладают *Betula pendula* Roth и *Pinus sylvestris*, реже встречается *Populus tremula* L. Кустарниковый ярус составляют *Padus avium* Mill., *Salix pyrolifolia* Ledeb., *Ribes nigrum* L., *R. rubrum* L., *Swida alba* (L.) Opiz. Проективное покрытие травяного покрова около 30 %. Чаще встречаются *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Equisetum hyemale* L., *E. pratense* L., *E. variegatum* Schleich. ex Web. et Mohr, *Tanacetum vulgare* L., *Viola alexandrowiana*; реже — *Anemonidium dichotomum* (L.) Holub, *Fragaria vesca* L., *Viola sacchalinensis* Boissieu, *Viola selkirkii* Pursch ex Goldie и некоторые другие еще более редкие. Распределение особей в фитоценозе групповое. Численность особей составляет в среднем 11.18±2.23 на 1 м².

Показатели морфобиологических признаков у растений высокие: они равны или значительно выше таковых у других ценопопуляций (табл. 2). Это свидетельствует о том, что условия обитания в данном месте очень благоприятны для роста и развития вида. Групповое распределение растений обусловлено низким коэффициентом парусности семян (29) и их слабой конкурентной способностью.

Местообитание ценопопуляции *Viola alexandrowiana* в окрестностях с. Баклаши характеризуется обилием в кустарниковом ярусе *Caragana arborescens* Lam., *Rosa acicularis* Lindl., *Swida alba*. В фитоценозе преобладают травянистые растения, проективное покрытие которых составляет 50 %. Заметное участие принимают *Agrimonia pilosa*, *Anemone sylvestris* L., *Artemisia commutata* Bess., *Carex macroura* Meinsh., *Viola alexandrowiana* и др. Размещение особей исследуемой ценопопуляции в фитоценозе групповое.

Сравнение двух ценопопуляционных локусов в разных частях ценоза на затемненном и осветленном участках (табл. 3) показало, что первый локус занимает площадь около 26 м², где отмечено 42 генеративные особи, 11 вегетативных и 19 всходов. Второй, на осветленном участке площадью около 5 м², насчитывает 104 генеративные особи, 94 вегетативные и 110 всходов. Таким образом, на осветленном участке число особей на единицу площади в 20 раз больше, а размер локуса в 5 раз меньше, чем на затененном. Сравнение значений морфобиологических признаков растений в разных частях ценоза показало, что на осветленном участке число листьев, а также диаметр надземной части особи (покрытие) значительно больше, чем на затененном участке (табл. 3). По другим признакам, в том числе репродуктивным, заметных различий нет. Таким образом, фиалка Александрова относится к группе теневыносливых растений и может расти как в тени, так и на открытых участках.

Начало отрастания фиалки Александрова в сосново-березовом лесу отмечено 14 мая, массовое цветение 25 мая, массовое созревание семян — 26 июня. Число хазмогамных цветков на одной особи в момент массового цветения в среднем составило 2.57±0.24; длина цветка со шпорцем — 14.72±0.21 мм, диаметр цветка между боковыми лепестками — 12.41±0.23 мм, а между верхним и нижним (со шпорцем) — 14.68±0.2 мм; длина верхнего лепестка — 8.33±0.16 мм, ширина — 5.32±0.12 мм; длина шпорца 4.8±0.07 мм, ширина — 2.98±0.1 мм; длина чашелистика — 5.18±0.12 мм, ширина — 1.66±0.22 мм; длина придатка чашелистика — 1.86±0.21 мм, ширина — 2.44±0.08 мм; длина цветоножки — 5.12±0.25 см.

Третье местонахождение фиалки Александрова обнаружено нами в Иркутской обл., близ г. Нижнеудинска в окрестностях дома отдыха «Водопад», в левобережной части поймы р. Уды (приток р. Ангары). На обследованной территории протяженностью 9 км было отмечено 5 небольших ценопопуляций. Размер исследованной ценопопуляции 24 м². Почва песчано-аллювиальная, рельеф бугристый (высота бугров до 30 см), повышения задернованы больше, чем понижения. Фиалка встречается как на повышениях, так и на горизонтальных участках между буграми. Теорритория во время паводка затопляется. Фиалка Алек-

ТАБЛИЦА 2

Морфобиологическая характеристика ценопопуляций *Viola alexandrowiana*

Признак	Пойма р. Иркут							Пойма р. Уды, г. Нижнеудинск, березовый лес, 29 VIII 1984			t^2	t^3
	с. Введенщина, сосново-березовый лес, 18 IX 1984				с. Баклаши, сосново-березовый лес, 26 VI 1984							
	M	$\pm m$	C, %	t^1	M	$\pm m$	C, %	M	$\pm m$	C, %		
Число генеративных особей на 1 м²	4.45	0.91	67.69	—	—	—	—	5.96	0.83	69.6	—	1.23
Число вегетативных особей на 1 м²	0.45	1.95	182.2	—	—	—	—	4.28	0.59	68.69	—	1.88
Число всходов на 1 м²	6.27	1.54	81.35	—	—	—	—	6.0	1.17	97.67	—	0.14
Число побегов	1.3	0.16	54.68	0.28	1.25	0.08	58.95	1.18	0.08	35.59	0.62	0.67
Число листьев	14.5	2.6	80.07	2.6	7.63	0.46	52.29	7.14	0.43	32.07	0.78	2.79
Длина листовой пластинки, см	7.6	0.44	26.05	3.55	6.0	0.1	15.63	4.93	0.15	16.02	5.93	5.62
Ширина листовой пластинки, см	4.9	0.15	13.88	6.19	3.9	0.06	14.24	3.48	0.06	9.5	4.95	8.79
Длина черешка листа, см	9.95	0.42	18.88	3.08	8.46	0.24	25.82	9.81	0.28	14.68	3.66	0.28
Число плодов	4.15	0.66	70.9	0.07	4.01	0.30	61.97	1.9	0.21	67.74	5.8	3.25
Длина коробочки, мм	7.75	0.75	19.35	—	—	—	—	7.9	0.2	12.28	—	0.19
Ширина коробочки, мм	5.25	0.48	18.24	—	—	—	—	4.3	0.12	15.81	—	1.92
Число семян в плоде	27.25	6.52	47.88	0.1	26.56	0.91	24.17	19.13	0.91	26.08	5.8	1.23
Число семяпочек в плоде	35.5	4.35	24.5	1.61	28.38	0.72	17.95	20.3	0.85	22.86	7.2	3.43
Коэффициент завязывания семян, %	73.7	11.01	30.16	1.61	91.74	2.07	16.01	94.13	1.64	9.67	0.9	1.83

П р и м е ч а н и е. t^1 — критерий достоверности различий между признаками у растений ценопопуляций сел Введенщина и Баклаши, t^2 — ценопопуляций с. Введенщина и г. Нижнеудинска, t^3 — ценопопуляций с. Баклаши и г. Нижнеудинска.

ТАБЛИЦА 3

Сравнительная характеристика растений *Viola alexandrowiana* из разных частей ценоза

Признак	Затененный участок			Осветленный участок			t
	M	±m	C, %	M	±m	C, %	
Диаметр надземной части особи (покрытие), см	14.02	0.72	33.45	16.85	0.63	20.69	2.96
Число побегов	1.2	0.1	58.46	1.3	0.14	60.88	0.58
Число листьев	5.93	0.41	45.92	10.03	0.73	40.78	4.9
Длина листовой пластинки, см	6.01	0.12	15.57	5.97	0.18	16.05	0.18
Ширина листовой пластинки, см	3.87	0.09	15.73	3.96	0.08	10.85	0.75
Длина черешка листа, см	8.01	0.32	28.0	9.39	0.34	19.44	2.96
Число плодов	4.76	1.11	143.6	3.07	0.32	57.41	1.46
Число семян в плоде	24.41	1.67	32.1	28.25	0.85	15.96	2.05
Общее число семяпочек в плоде	28.05	0.21	20.67	28.57	0.86	15.96	0.59
Коэффициент завязывания семян, %	86.86	4.29	23.14	98.83	0.46	2.48	2.78

сандрова входит в состав пойменного травяного березняка. Лес разреженный, сомкнутость крон берез 0.4—0.5. Деревья старые, с пышными кронами, высота их 15—16 м. Покрытие почвы травостоем 70—80 %. Доминирующими видами являются *Betula pendula*, *Rubus saxatilis* L., *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Viola alexandrowiana*, *V. collina* Bess., в меньшем числе *Rosa acicularis*, *Geum aleppicum* Jacq., *Equisetum pratense*, *Vicia amoena* Fisch., *Vicia unijuga* A. Br. и др. Флористический состав ценоза насчитывает 25 видов.

Растения данной ценопопуляции отличаются от описанных выше более мелкими листовыми пластинками, меньшим числом листьев, плодов и семяпочек в плоде (табл. 2), что, возможно, обусловлено задержкой роста и развития во время паводка в конце июля—начале августа. Таким образом, наиболее благоприятным условием для обитания *Viola alexandrowiana* являются условия сосново-березового леса в пойме р. Иркута.

Фиалка Александрова — типичный мезофит, теневыносливое растение. Из-за слабой конкурентной способности и свойства семян рассеиваться вблизи материнских особей она произрастает мелкими ценопопуляциями.

Меры охраны: ввиду ограниченного распространения целесообразно интродуцировать фиалку Александрова в ботанические сады, изучить биологию и экологию на всех этапах развития растений, систематически проводить контроль за состоянием природных популяций.

Viola dactyloides (*Violaceae*) — фиалка пальчатая (рис. 3) — многолетнее травянистое растение. Распространена в Южной Сибири к востоку от р. Енисей и на Дальнем Востоке. За пределами СССР встречается в Маньчжурии. Обитает в лиственных, светлохвойных и смешанных лесах, в зарослях приречных кустарников и на каменистых склонах. Вид описан из Сибири. Тип неизвестен.

Исследованная ценопопуляция фиалки пальчатой находится в окрестностях с. Вершино-Дарасунсунский Тунгокоченского р-на Читинской обл., близ прииска Светлый на юго-восточном склоне увала к долине р. Жарча (приток р. Ульдурга), впадающей в р. Нерча. Ценопопуляция фиалки пальчатой тянется узкой полосой (10—15 м шир.) на протяжении 100 м параллельно гребню увала. Она входит в состав осиново-березового леса с пышным травяным покровом. Осина *Populus tremula* L. образует молодую поросль, которую составляют деревья 6 м выс., 3—6 см диам., с сомкнутостью до 0.8; численность их увеличивается к вершине склона, где условия более засушливые. Береза *Betula platyphylla*

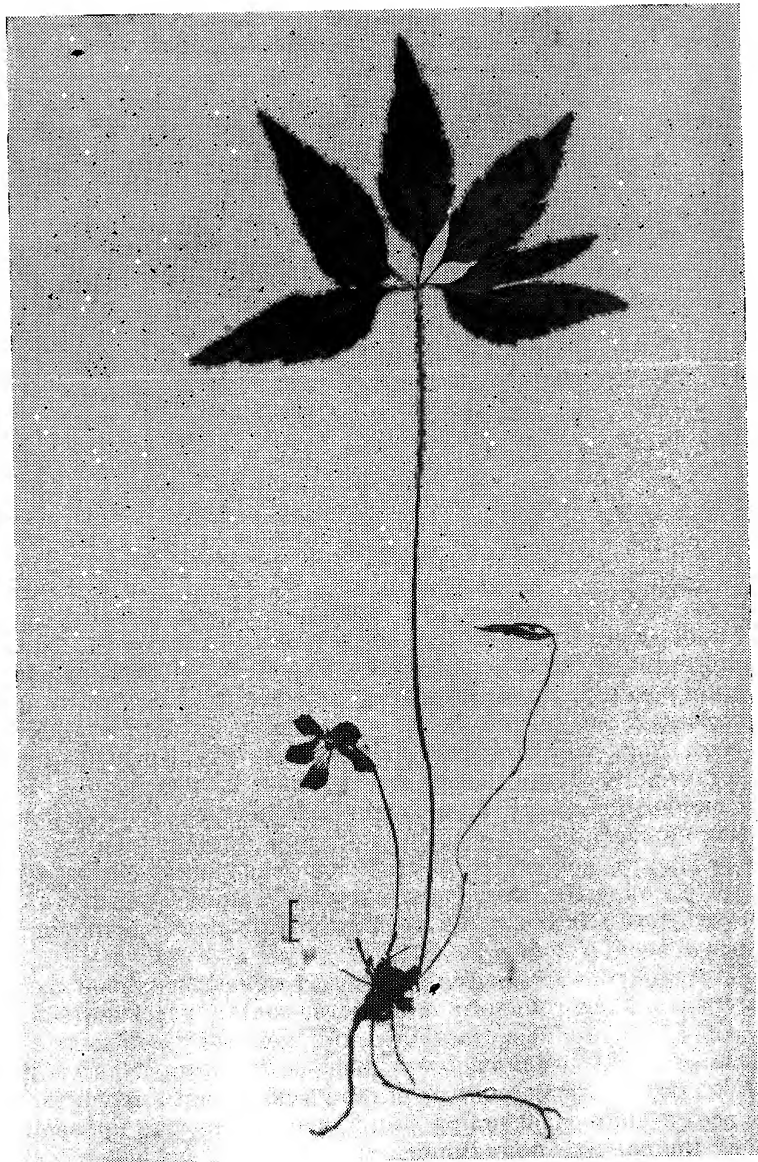


Рис. 3. *Viola dactyloides*. С. Вершинно-Дарасунский.
Масштаб: одно деление — 5 мм.

Sukacz., 6—8 м выс. и 8—10 см диам., сомкнутость крон 0.5. Кустарниковый ярус сомкнутостью 0.2 и высотой 1—1.5 м образует *Salix bebbiana* Sarg. Травяной покров пышный, характеризуется большим разнообразием видов, проективное покрытие 70 %. Преобладают *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Iris ruthenica* Ker-Gawl., *Lathyrus humilis* (Ser.) Spreng.; обильны *Artemisia tanacetifolia* L., *Fragaria orientalis* Losinsk., *Geranium eriostemon* Fisch., *Sanguisorba officinalis* L., *Trifolium lupinaster* L., *Vicia amurensis* Oett.; менее обильны *Adenophora sublata* Kom., *A. tricuspidata* (Fisch. ex Schult.) A. DC., *Calamagrostis obtusata* Trin., *Festuca ovina* L., *Pyrola incarnata* (DC). Freyn, *Vicia venosa* (Willd. ex Link) Maxim., *Viola dactyloides*.

Размер ценопопуляции более 1000 м². Взрослые особи распределены рассеянно, всходы и ювенильные растения сосредоточены вблизи материнских особей. Взрослые особи имеют 1 лист, редко 2, в момент наблюдения (21 июля) на растениях отмечено 1—2 плода. Коэффициент завязывания семян высокий (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Морфобиологическая характеристика ценопопуляции *Viola dactyloides* (21 VII 1984)

Признак	*M*	$\pm m$	*C*, %
Число генеративных особей на 1 м²	1.56	0.29	73.72
Число вегетативных особей на 1 м²	4.19	0.72	68.26
Число всходов на 1 м²	1.75	0.73	167.43
Высота растений, см	24.88	0.63	17.93
Число листьев	1.32	0.09	46.97
Длина листовой пластинки, см	7.14	0.21	20.59
Ширина листовой пластинки, см	13.63	0.35	18.34
Длина черешка листа, см	22.8	0.63	19.56
Число плодов на растении	1.2	0.06	33.3
Число семян в плоде	28.59	1.7	27.87
Число семяпочек в плоде	30.9	1.43	21.71
Коэффициент завязывания семян, %	92.63	3.32	16.79

Фиалка пальчатая — типичный мезофит, теневыносливое растение, имеет высокий эколого-биологический потенциал.

Меры охраны: систематический контроль за количественным и качественным состоянием популяций, интродукция в ботанические сады, изучение биологии и экологии вида в природе и культуре.

Кроме фиалки пальчатой, в этом же фитоценозе исследовали *Cypripedium guttatum.*

Cypripedium guttatum (*Orchidaceae*) — башмачок пятнистый — многолетнее длиннокорневищное растение, распространено в Европе, Азии и Северной Америке, растет в лесах.

Исследованная ценопопуляция *Cypripedium guttatum* занимает в ценозе полосу шириной 15—20 м, протяженностью 100—150 м. Расположение растений этого вида в ценозе куртинное. На 1 м² произрастает от 6 до 33 особей (за счетную единицу принят парциальный куст). Взрослые особи имеют 1 цветок, 2 листа (нижний и верхний) и прилистник. Верхний лист крупнее (t=7.42) нижнего (табл. 5), расстояние между ними от 1.5 до 3.5 см.

При сравнении полученных данных с описанием вида по «Флоре Центральной Сибири» можно видеть, что морфологические признаки растений исследованной ценопопуляции имеют более высокие значения. Так, если во «Флоре Центральной Сибири» приводятся высота растений 15—30 см, длина листьев 5—10 см, ширина 3—4 см, длина околоцветника 1.5—2 см, то у растений исследованной ценопопуляции размеры этих же признаков (по средним величинам) соответственно равны 23.55, 8.12—9.96, 5.18—5.82 и 2.62 см. Характерной особенностью ценопопуляции является низкая семенная продуктивность (табл. 5). Из 103 генеративных растений плоды образовали только 32. Это, вероятно, обусловлено нарушением условий опыления. Многие плоды поражены насекомыми.

Cypripedium guttatum — типичный мезофит, размножается как семенами, так и вегетативно, имеет низкую семенную продуктивность.

Меры охраны: выявление всех местонахождений, систематический контроль за количественным и качественным состоянием популяций, изучение биологии и экологии вида в природе с целью выявления факторов, определяющих низкую

ТАБЛИЦА 5

Морфобиологическая характеристика ценопопуляции *Cypripedium guttatum* (29 VIII 1984)

Признак	M	$\pm m$	C, %
Число генеративных особей на 1 м^2	4.9	0.77	71.7
Число вегетативных особей на 1 м^2	8.9	0.81	41.85
Число ювенильных растений на 1 м^2	5.9	0.79	61.31
Число всходов на 1 м^2	1.2	0.25	98.04
Высота генеративного побега, см	23.55	0.59	14.91
Длина нижнего листа, см	8.12	0.16	11.82
Ширина нижнего листа, см	5.18	0.18	20.21
Длина верхнего листа, см	9.96	0.19	11.11
Ширина верхнего листа, см	5.82	0.18	18.28
Длина прицветника, см	2.62	0.08	19.81
Ширина прицветника, см	1.41	0.06	26.96
Длина плода, см	2.53	0.12	8.0
Число цветков	1	0	0
Число плодов	0.31	0.04	148.0
Коэффициент завязывания плодов, %	31.07	4.56	148.97

семенную продуктивность: необходимо также разработать методику проращивания семян и размножения этого вида в культуре, запретить сбор растений на букеты.

Все исследованные виды интродуцированы в Центральном сибирском ботаническом саду и входят в состав коллекции «Охраняемые растения Сибири». На основе изучения их экологии, биологии, жизненного цикла и способов размножения установлено, что перспективными видами для интродукции являются *Iris laevigata*, *Viola alexandrowiana* и *V. dactyloides.*

ЛИТЕРАТУРА

Дюрягина Г. П., *Иванова М. М.* Характеристика ценопопуляций редких видов флоры Бурятии. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 11, с. 1529—1538. — *Красная* книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1975. 204 с. — *Красная* книга СССР. Книга редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 460 с. — *Красная* книга СССР. Т. 2. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 480 с. — *Малышев Л. И.*, *Пешкова Г. А.* Нуждаются в охране. Редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 72 с. — *Одум Ю. П.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — В кн.: Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 7—204. (Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 3, вып. 6). — *Работнов Т. А.* Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М ; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 20—40. — *Редкие* и исчезающие виды природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. М.: Наука, 1983. 304 с. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1981. 264 с. — *Редкие* и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с. — *Флора* СССР. Т. 4. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 700 с. — *Флора* СССР. Т. 15. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 742 с. — *Флора* Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979, т. 1, 536 с.; т. 2, с. 537—1048.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск,
Институт геохимии СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 4 III 1986.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47+57) : 58

ПАМЯТИ АНДРЕЯ АЛЕКСАНДРОВИЧА ФЕДОРОВА (1908—1987)

R. V. KAMELIN, S. K. CHEREPANOV, A. R. GRINTAL, YU. L. MENITSKY. IN MEMORY OF ANDREY ALEKSANDROVICH FYODOROV (1908—1987)

5 марта 1987 г. скончался выдающийся флорист, систематик и ботаникогеограф, чл.-кор. АН СССР, бывший заведующий Лабораторией систематики и географии высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР Андрей Алексанрович Федоров.

Ан. А. родился в 1908 г. в Твери (ныне г. Калинин). Здесь в 1929 г. он окончил курс Педагогического института, где специализировался под руководством профессора А. П. Ильинского. По приглашению Н. И. Вавилова Ан. А. начал работать на Сухумской станции Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур (ныне ВИР), затем переехал в Армению, где работал в Институте ботаники Армянского филиала АН СССР. В этот период, как систематик, он изучил прежде всего розоцветные и особенно бобовые Кавказа (в 1938 г. защитил кандидатскую диссертацию на тему: «Дикие высокогорные горохи Кавказа»); кроме того, излюбленным предметом исследования Ан. А. были кавказские виды груши. По систематике груш Кавказа он и защитил в 1943 г. докторскую диссертацию.

В Армении Ан. А. выполнил также серию работ по растительности высокогорий (в основном системы Малого Кавказа) и завершил эти исследования замечательным трудом «История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы» (1952). Именно эта работа возродила почти забытые идеи автохтонного преобразования флор А. А. Краснова и И. К. Пачоского, ныне господствующие в отечественной ботанической географии.

Работая в Армении, Ан. А. много сделал для познания флоры. Совместно с А. Л. Тахтаджяном он опубликовал на армянском языке двухтомную «Флору Еревана». Последние годы работы в Ереване он руководил отделом систематики и географии высших растений, а также был заместителем директора по науке Института ботаники АН АрмССР.

В 1945 г. по приглашению В. Л. Комарова Ан. А. переехал работать в Ленинград в Ботанический институт АН СССР. Здесь он вначале заведовал Кавказским гербарием, а затем Лабораторией систематики и географии высших растений. Ан. А. активно участвовал в составлении «Флоры СССР», сделав обработки таких крупных семейств, как *Primulaceae* и *Campanulaceae*, а также обработал сложный род *Anthemis* и совместно с И. А. Линчевским — род *Amygdalus*.

Будучи одним из крупнейших систематиков и флористов страны, Ан. А. активно участвовал в создании региональных флор — «Флора Азербайджана», «Флора Армении», «Флора БССР», а также многотомной сводки «Деревья и кустарники СССР». Он собрал обширные коллекции растений в различных районах Кавказа, Средней Азии и Сибири.



В последние десятилетия Ан. А. проводил большую работу в качестве автора, организатора и главного редактора двух крупных изданий — «Флора Кавказа» и «Флора европейской части СССР», причем в последнем успел опубликовать, кроме обработок ряда семейств, оригинальное ботанико-географическое районирование этой обширной территории.

Ан. А. также принимал деятельное участие как автор и региональный редактор в крупнейшем международном издании «Flora Europaea» (т. 1—5, 1964—1980), для которого он обработал, в частности, основную часть рода *Campanula*.

Велики заслуги Ан. А. в познании растительного покрова зарубежной Азии. Он совершил ряд длительных путешествий в Китай, Шри Ланку и Индонезию, после чего стал одним из крупнейших знатоков тропической флоры (особенно тропического сем. *Dipterocarpaceae*).

Ан. А. создал наиболее полную и точную схему ботанико-географического районирования большей части территории Китая (кроме центрально-азиатских территорий), внес ценный вклад в теорию видообразования, рассмотрев некоторые его особенности во флоре влажных тропиков. Эти работы Ан. А. получили высокую оценку всех ботаников — специалистов по тропикам.

Всего Ан. А. было опубликовано свыше 120 научных работ, многие из которых хорошо известны не только нашим, но и зарубежным ботаникам и представляют значительный теоретический и прикладной интерес. Его перу принадлежит ряд ценных пособий по флористике и систематике.

Родина высоко оценила научные заслуги Ан. А. Федорова — выдающегося ученого, коммуниста. Он был награжден двумя орденами Трудового Красного Знамени и медалями. Его именем ботаники назвали многие виды и один род растений.

Ан. А. был высокоэрудированным ученым, большая часть научной деятельности которого прошла в тесном общении с множеством коллег, в том числе молодых ученых — его учеников и последователей. Последние годы его жизни были омрачены тяжелой болезнью, сначала резко сузившей, а затем исключившей возможность общения с учениками и сотрудниками.

Память об Ан. А. Федорове как о талантливом ученом, отзывчивом и доброжелательном человеке навсегда сохранится среди его коллег, учеников и друзей.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Ан. А. ФЕДОРОВА [1]

1979. Фитохории европейской части СССР. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, с. 10—27.

---

[1] Основной список работ Ан. А. Федорова см.: Камелин Р. В., Черепанов С. К. Андрей Александрович Федоров. К 70-летию со дня рождения и 50-летию научной деятельности. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 5, с. 758—763.

1980. Семейство *Dipterocarpaceae* Blume и эволюция растений. — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, с. 92—100, 122.
Über einige Gattungen der Familie *Dipterocarpaceae* Blume. — In: 100 Yahre Arboretum (1879—1979). „Gleditschia". Berlin.
1981. Сем. *Diapensiaceae* Lindl. — Диапенсиевые. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 5. Л.: Наука, с. 60—61.
Сем. *Ebenaceae* Gürke — Чернодревесные. — Там же, с. 61—63.
Сем. *Primulaceae* Vent. — Первоцветные. — Там же, с. 63—87.

Р. В. Камелин, С. К. Черепанов, А. Р. Гринталь, Ю. Л. Меницкий.

Получено 7 IV 1987

УДК 92(47+57) : 58 Бот. журн., т. 73, № 1

РОЗА ЕФИМОВНА ЛЕВИНА
(1908—1987)

M. F. DANILOVA, M. M. LODKINA, M. E. KIRPICHNIKOV, A. E. VASSILYEV, V. F. VOITENKO, N. P. STARSHOVA, A. N. MARASOV. ROSA EFIMOVNA LEVINA (1908—1987)

10 января 1987 г. ушла из жизни Роза Ефимовна Левина, доктор биологических наук, профессор, известный советский ботаник, внесшая значительный вклад в развитие важных направлений ботанической науки — карпоэкологии, биологии семенного размножения, карпологии, теоретической морфологии растений.

Р. Е. родилась 26 августа 1908 г. в г. Нежине Черниговской губернии в семье служащего. Окончив среднюю школу, она поступила в Воронежский университет. После получения специальности учителя естествознания (1931) Р. Е. около двух лет была преподавателем рабфака и педтехникума в г. Новозыбкове Брянской обл., затем по приглашению своего учителя чл.-кор. АН СССР Б. М. Козо-Полянского вернулась в Воронежской университет на его кафедру, где проработала до октября 1941 г. За этот период занимала должности лаборанта, ассистента и доцента кафедры, ученого секретаря НИИ и заместителя директора ботанического сада ВГУ.

В начале Великой Отечественной войны Р. Е. эвакуировалась из Воронежа под Куйбышев и работала там контрольным мастером на заводе.

10 января 1943 г. Р. Е. вернулась на педагогическую работу, заняв должность доцента кафедры ботаники Ульяновского педагогического института, где проработала ровно 44 года, до своей кончины.

На формирование Р. Е. как ученого большое влияние оказал выдающийся советский ботаник-филогенетик Б. М. Козо-Полянский. Он руководил ее первыми научными исследованиями в аспирантуре, которые были посвящены изучению диссеминации сегетальных сорняков. За эти работы Р. Е. была присуждена в 1939 г. ученая степень кандидата биологических наук. Вопросы расселения растений оказались на протяжении последующих 25 лет ведущими в научной деятельности Р. Е. Результаты экспериментальных и полевых наблюдений по этой теме опубликованы ею в многочисленных статьях.

В определенном смысле завершением этих работ явилась книга «Способы распространения плодов и семян», вышедшая в Издательстве МГУ в 1957 г. и защищенная Р. Е. в качестве докторской диссертации (1959). Этот труд был первым и остается пока единственным на русском языке монографическим исследованием по карпоэкологии, к тому же не утратившим до настоящего вре-

мени своего научного значения. И хотя впоследствии экспериментальных работ в этом направлении Р. Е. не проводила, вопросы расселения растений продолжали ее интересовать. Так, для экологического раздела книги «Морфология и экология плодов» (вышедшей посмертно в издательстве «Наука» в 1987 г.) автором была принята иная, чем в ранних работах, последовательность изложения материала по агентам дисперсии. Эта последовательность в большей мере отражает эволюционные уровни специализации способов распространения. В книге, как очень интересная и продуманная, предстает новая аэродинамическая классификация анемохорных диаспор, справедливо подчеркивается широкое распространение в природе сочетаний разных способов диссеминации у одного и того же вида.

Большой вклад внесла Р. Е. в решение проблем собственно морфологической карпологии. Ее первые работы по типологии, номенклатуре и классификации плодов (1959, 1961) стимулировали оживленную (можно сказать, даже острую) дискуссию, предпринятую морфологической секцией ВБО на страницах «Ботанического журнала», выявили глубокую заинтересованность в этих вопросах не только карпологов, но и ботаников смежных специальностей. Дискуссия оказалась плодотворной и вызвала со стороны специалистов конкретные предложения, конструктивные проекты и разработки карпологических номенклатур и классификаций (см., например, Каден, 1964; Каден, Кирпичников, 1966; Павлова, 1966; Грудзинская, 1968; Кожанчиков, 1971; Яковлев и др., 1980, и др.). Сама Р. Е. высказала ряд убедительных и ценных теоретических положений и принципов, которые положены ею в основу карпологической классификации. Поиски рациональных вариантов продолжались Р. Е. до конца жизни. Анализируя новейшие представления о происхождении, онтогенетических превращениях гинецея и его типах, а также предложенные в последние годы карпологические классификации, она разрабатывает свой вариант иерархической классификации плодов (1987), стройный и логичный в смысле выделения соподчиненных категорий, удобный для обозрения и пользования, достаточно простой и отражающий сущностные характеристики классифицируемых объектов. Остается надеяться, что эта классификация получит признание среди ботаников.

Новаторской заслугой в научной деятельности Р. Е. явились постановка и разработка вопросов репродуктивной биологии растений как особой комплексной ботанической проблемы, как целостного учения. Разорванность во времени отдельных этапов семенного размножения и необходимость применения различных методик исследования привели к тому, что в практике разные стороны размножения стали изучаться совершенно независимо и изолированно, на разных объектах, на материале, не сравнимом по районам и условиям произрастания.

Р. Е. впервые и своевременно обосновала необходимость изучения в рамках репродуктивной биологии всей последовательной цепи явлений, включающей органогенез цветка, цветение, опыление и оплодотворение, эмбриогенез, созревание семян, диссеминацию, покой и прорастание семян. Она отстаивала идею о том, что репродуктивная биология должна изучаться на организменном, популяционно-видовом и биоценотическом уровнях.

Эти мысли были изложены и глубоко раскрыты Р. Е. в книге «Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы)», вышедшей в издательстве «Наука» в 1981 г. Как показывает подзаголовок, в ней дан лишь обзор самой проблемы репродуктивной биологии с анализом ее содержания, очерчены ее контуры, показаны ее связи с теоретическими и прикладными отраслями науки, обращено внимание на необходимость комплексного изучения всех этапов и сторон размножения вида, намечены задачи и перспективы исследования. Из-за насыщенности идеями и сжатости изложения книга эта может показаться сложной и может быть не до конца понятой некоторыми читателями; кроме того, она, по-видимому, несколько опережает время. Практика и методы наших ис-

следований пока не подготовлены к восприятию семенного репродуктивного процесса как единого многоэтапного и комплексного. Подлинная оценка книги принадлежит будущим исследователям.

Р. Е. всегда интересовали общие теоретические вопросы ботаники. Влечение к ним, с одной стороны, было унаследовано от своего учителя Козо-Полянского, а с другой — этому способствовали личные качества Р. Е.: аналитический ум, ярко выраженная концептуальность мышления, широта кругозора, высокий общекультурный уровень ученого. Ей принадлежат оригинальные трактовки и переосмысливание многих общетеоретических ботанических проблем, развиты интересные взгляды на эволюцию форм размножения и циклов развития растений (монография 1964 г.), на эволюционные предпосылки апомиксиса, проблему соотношения морфогенеза и филогенеза и их относительной независимости в процессе эволюции, на дифференциацию пола у растений.

Говоря в целом о научном наследии Р. Е., отметим, что к нему вряд ли можно подходить с обычными мерками и оценками. Оно не поражает количеством и объемом опубликованного (менее сотни работ, включая 6—7 книг), в них отсутствуют «монбланы» фактов и цифр. Книги и статьи Р. Е. лишены внешних атрибутов престижности и учености. Зато в них читатель найдет много глубоких мыслей, яркие идеи, нестандартные подходы и решения, облеченные в точные формулировки, подчиненные строгим по отбору, логичным по содержанию доказательствам и заключениям. Ясность и четкость изложения при максимальной информативности были одной из отличительных черт научного стиля Р. Е. Это особенно высоко ценили работники биологической редакции издательства «Советская энциклопедия», с которыми Р. Е. сотрудничала последние годы (один из них сказал: «Р. Е. — наш автор, очень удачный!»). Р. Е. написала много статей по разделам «Расселение растений», «Плод», «Морфогенез», «Размножение растений» для «Биологического энциклопедического словаря» и «Лесной энциклопедии», вышедших в 1986 г. Надо было видеть, как много, трудно и ответственно работала Р. Е. даже над статьями малого объема. При этом она достигала предела краткости, очень жестко отбирая все формулировки по их смысловой емкости и точности.

Активная жизненная позиция, неравнодушное отношение к делу, науке, незаурядные организаторские способности определяли также и плодотворную научно-организационную деятельность Р. Е. Она охотно и много участвовала в съездах, симпозиумах и конференциях самого разного ранга и использовала их не только как возможность высказаться по тем или иным научным вопросам и для общения с коллегами, но и выдвигала конкретные пути решения возникающих научно-организационных задач, вносила дельные предложения в резолюции, участвовала в разработке перспектив исследования по ряду научных проблем. В этом отношении активной была ее работа в качестве члена научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», члена Совета ВБО. Она была учредителем и бессменным (с 1970) председателем Ульяновского отделения ВБО. Из крупных организаторских дел, предпринятых Р. Е., необходимо отметить ее инициативу в организации Всесоюзных школ по теоретической морфологии растений (первую такую школу она провела в Ульяновске в 1977 г., с тех пор они стали в стране традиционными), участие в организации Всесоюзных рабочих совещаний по карпологии (III совещание состоялось в Ульяновске в 1985 г.), проведение нескольких координационных совещений по вопросам биологии семенного размножения (Ульяновск, 1963, 1966) и подготовку пяти выпусков сборника научных трудов по этой проблеме (последний находится в печати).

За 44 года самоотверженного труда в Ульяновском педагогическом институте в полной мере раскрылся блестящий талант Р. Е. как педагога, воспитателя, наставника и учителя молодежи. В последние годы, при относительно небольшой учебной нагрузке, она по-прежнему отдавала институту много сил

и времени. Р. Е. можно было видеть и слышать на ученых советах и собраниях, среди преподавателей и студентов. Она активно включалась в обсуждение всех вопросов. Но она не только обсуждала. Как всегда, она быстро переходила от слов к действию. Умение и потребность активно действовать — вот те качества, которыми отмечена вся ее жизнь. Того же настойчиво требовала она и от других. Р. Е. не давала существовать спокойно и безмятежно тем, кто был рядом. Она живо откликнулась на предложение разработать лекционный курс общей экологии. Этим курсом она жила и болела — труднейший курс, разработанный в последние годы ею заново. Его слушали не только студенты, но и многие преподаватели. Он прозвучал современно и интересно. Параллельно с этим Р. Е. разработала и прочитала лекции по экологии (целую серию, цикл) в Институте усовершенствования учителей в Ульяновске и Саратове (бывая в школах, она заметила низкий уровень экологической грамотности учителей). Размышляя о новых формах и подходах в обучении студентов, в апреле 1986 г. она подготовила и провела первую организационно-деловую игру в институте — «Биологический суд».

Р. Е. предвосхищала перестройку в области высшего образования, но при этом она не ждала ее пассивно, а делала все, что могла для этой перестройки. Р. Е. говорила: «Я не люблю муштру. Я не умею и не хочу заставлять студентов учиться. Почему нерадивых нужно заставлять получать высшее образование?» Вместе с тем для тех, кто проявлял интерес к учебным дисциплинам или научным проблемам, она не жалела сил и времени на консультации.

Р. Е. давно начал беспокоить вопрос о смене кадров в институте и на кафедрах. Но ее беспокойство опять-таки было действенным. Она заботилась о смене поколений, достойных друг друга, о преемственности традиций, о движении вперед. Она растила учеников, которым могла бы отдать в руки свое дело. Иногда говорила им: «Этого я не успею. Это сделаете за меня вы». О начинающих преподавателях заботилась до последних дней. Вела переписку с научными учреждениями, которые могли бы помочь в деле повышения их научной квалификации. Очень показательно ее отношение к ученикам — бережное, требовательное, доверительное. Она помогала поверить в свои силы, способствовала росту самоуважения.

С Р. Е. было легко и интересно спорить. Она умела делать это корректно, интеллигентно. Не заставляла прислушиваться к себе, умела сама слушать оппонента, поднимала человека в споре, а не подавляла. Чужую точку зрения она уважала, хотя могла и не принять. Со своими ошибочными взглядами и идеями расставалась легко. Шутила: «Это я написала, когда была молодая». С начинающими говорила, как с равными, и любила повторять: «Учитель, воспитай ученика». Радовалась успехам учеников, огорчалась вместе с ними их неудачами. Ей можно было рассказать все, не боясь встретить осуждения, насмешки, пренебрежения. В ответ — всегда только сочувствие и желание помочь действием.

Р. Е. — учитель в самом высоком значении этого слова. Она учила отношению друг к другу и к делу, чувству долга, принципиальности. Учила мужественно встречать и преодолевать невзгоды — свидетельством тому последние месяцы и дни ее жизни. Сознавая исход своей болезни, превозмогая боли, она сохраняла способность радоваться всем проявлениям жизни: прогулке в лес, завершению работы над последней книгой, посещению выставки картин и, конечно, любимым книгам, когда ничего иного уже не могла . . . Если она была в силах действовать, говорить, писать, значит она **должна**. Это ее жизненный принцип, высокое чувство гражданского и человеческого долга, которому она не изменила до последних дней.

Ученый совет Ульяновского педагогического института совместно с Ульяновским отделением ВБО приняли решение, в котором разработаны мероприятия, отмечающие память замечательного ученого и педагога. Лаборатория биологии семенного размножения при кафедре ботаники, организованная

в 1959 г. Р. Е. Левиной, теперь будет носить ее имя. Один раз в два года (начиная с 1988 г., когда Р. Е. исполнилось бы 80 лет) в Ульяновске будут проходить чтения памяти Р. Е. Левиной с приглашением специалистов, развивающих основные направления и идеи ее научного наследия. Ульяновский областной краеведческий музей открывает фонд и будет вести подготовку экспозиции, в которой предстанут документы, книги, личные вещи, переписка, рассказывающие о Р. Е. как ученом, педагоге и человеке.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Р. Е. ЛЕВИНОЙ[1]

1935. (Реф.) Bisby G. R. The distribution of *Fungi* as compared with that of *Phanerogame*. — Amer. J. Bot., 1933, vol. 20, N 4, p. 246—254. — Сов. бот., № 6, с. 141—144.

1936. Своеобразие диссеминации сегетальных сорняков. — Тр. Воронеж. гос. ун-та, т. 9, вып. 1, с. 155—170.

1937. (Рец.) Акад. А. И. Мальцев. Сорная растительность СССР и меры борьбы с ней. 3-е изд. М.; Л.: Сельхозгиз. 317 с. — Сов. бот., № 4, с. 144—147.

1939. Комбайновая уборка и сорняки. — В кн.: Юбилейная сессия «XX лет Воронежского государственного университета» (Тезисы). Воронеж, с. 18—20. (Совместно с С. В. Голицыным).

1940. Комбайновая уборка и засоренность полей. — Сов. бот., № 1, с. 6—26. (Совместно с С. В. Голицыным).

1979. Дифференциация пола у растений. — В кн.: Экология опыления, Пермь, с. 62—67.

(Рец.) «Экология опыления» / Под ред. А. Н. Пономарева. Вып. 1—3. — Бот. журн., т. 64, № 12, с. 1835—1836.

1980. Борис Михайлович Козо-Полянский как ученый и учитель (К 90-летию со дня рождения). — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 85, вып. 5, с. 93—99.

К изучению типов неоднородности семян. — В кн.: Методические указания по семеноведению интродуцентов. М.: Наука, с. 27—31. (Совместно с В. Ф. Войтенко).

Новый аспект в трактовке гетерокарпии. — Журн. общ. биол., т. 41, вып. 5, с. 680—684.

Семенная продуктивность травянистых интродуцентов. — В кн.: Методические указания по семеноведению интродуцентов. М.: Наука, с. 16—17.

1981. Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука. 96 с.

1982. Семенная продуктивность райграса высокого в культуре. — Раст. ресурсы, № 1, с. 33—40.

1983. О повторяемости морфологических структур в эволюции. — В кн.: Отражение достижений ботанической науки в учебном процессе естественных факультетов педагогических институтов. Пермь, с. 22—24.

Принцип построения лекционного курса систематики растений. — Там же, с. 217—219.

1984. О насущных задачах карпологии. — В кн.: Проблемы развития семеноведения и семеноводства интродуцентов. М., с. 72—76.

I Всесоюз. совещ. ботаников педагогических вузов по проблеме «Отражение достижений ботанической науки в учебном процессе естественных факультетов педагогических институтов» (Пермь, 1—4 II 1983). — Бот. журн., т. 69, № 8, с. 1139—1142. (Совместно с В. Ф. Войтенко и Е. М. Шкараба).

Семенная продуктивность *Bromopsis inermis* (*Poaceae*). — Бот. журн., т. 69, № 1, с. 55—61. (Совместно с Л. С. Сытиной).

---

[1] Перечень работ с 1944 по 1979 гг. помещен в статье В. Ф. Войтенко и Н. П. Старшовой «Роза Ефимовна Левина. К 70-летию со дня рождения» (Бот. журн., 1979, т. 64, № 11, с. 1682—1686). Здесь восполнены пропуски довоенных работ и приведена библиография с 1979 по 1987 гг.

1986. Морфогенез растений. — В кн.: Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, с. 381.

Опыление. — В кн.: Лесная энциклопедия. В 2-х т. М.: Сов. энциклопедия, т. 2, с. 151—152.

Плод. — Там же, с. 225—228.

Плодоношение. — Там же, с. 228.

Цветок. — Там же, с. 536—537.

Цикл «Оплодотворение». (Статьи: Апогамия. Апомиксис. Апоспория. Двойное оплодотворение. Зародышевый мешок. Моноспермия). — В кн.: Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, с. 32—33, 167, 210, 376.

Цикл «Плод». (Статьи: Боб. Вислоплодник. Внеплодник. Внутриплодник. Гетерокарпия. Двукрылатка. Дробный плод. Желудь. Зерновка. Коробочка. Костянка. Крылатка. Листовка. Многокостянка. Многолистовка. Многоорешек. Околоплодник. Орех. Орешек. Плод. Плодик. Померанец. Семянка. Соплодие. Стручок. Стручочек. Тыквина. Ценобий. Ценокарпный плод. Яблоко, Ягода). — Там же, с. 75, 98, 130, 168, 197, 213, 284, 288, 299, 325, 386, 421, 430, 431, 481, 498, 568, 595, 614, 654, 700, 746, 747.

Цикл «Распространение диаспор» (Статьи: Автохория. Аллохория. Анемохория. Антропохория. Баллисты. Барохория. Гидрохория. Диаспора. Диссеминация. Зоохория. Мирмекохория. Орнитохория. Перекати-поле). — Там же, с. 9, 19, 27, 32, 48, 50, 134, 176, 179, 217, 265, 433, 460.

Цикл «Расселение растений» (Статьи: Космополиты. Расселение растений. Реликты. Стенотопные организмы. Эндемики). — Там же, с. 286—287, 529, 535, 608, 735.

1987. Морфология и экология плодов. Л.: Наука. 158 с.

Анализ семенной продуктивности двух видов чистеца (*Stachys recta* L. и *S. neglecta* Klok.). — В кн.: Проблемы размножения цветковых (прикладные аспекты). Пермь, 1987, с. 84. (Совместно с Н. П. Старшовой).

Антэкология и семенная продуктивность костра растопыренного — *Bromopsis squarrosus* L. (*Poaceae*). — В кн.: Экология опыления. 1987, с. 24—34. Пермь (Совместно с Н. П. Старшовой).

М. Ф. Данилова, М. М. Лодкина, М. Э. Кирпичников, А. Е. Васильев, В. Ф. Войтенко, Н. П. Старшова, А. Н. Марасов.

Получено 7 IV 1987.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : (—13)(211.7)

Южные тундры Таймыра / Отв. ред. Ю. И. Чернов, Н. В. Матвеева. Л.: Наука, 1986. 208 с. Т. 650 экз. Ц. 3 р. 60 к.

JU. P. KOZHEVNIKOV. (*A REVIEW*). THE SOUTHERN TUNDRA OF TAIMIR

За последнее десятилетие вышло в свет несколько комплексных монографий, освещающих природные компоненты определенного района. К их числу относится и книга «Южные тундры Таймыра», являющаяся результатом 3-летних исследований в районе пос. Кресты на р. Пясине (Западный Таймыр). В работе подробно охарактеризованы растительность и флора района в радиусе 5 км, состав почвенных водорослей, листостебельных мхов, свободноживущих нематод, микроорганизмов, а также пауков во всей субарктической Сибири; приведены показательные данные по микроклиматам и сезонной динамике растительных сообществ, а также по химизму почв. Особый интерес представляет заключительная глава книги, в которой показаны биогеографические особенности южных тундр в сравнении с другими подзонами и зонами.

Название книги, вероятно, было принято для облегчения ее издания, так как правильнее ее назвать «Южные тундры в окрестностях пос. Кресты». Южные тундры Восточного Таймыра в книге не охарактеризованы, а они существенно отличаются от таковых Западного Таймыра. Авторы книги не обсуждают и широтные границы, но, как показывает более ранняя публикация с картой (Чернов, Матвеева, 1979), они проводят северную границу лесотундры через Пясину, пересекая середину первой крупной восточной дуги этой реки. Очевидно, это результат небрежности, так как именно на пересечении границы с Пясиной в данном месте находятся устье Дудыпты и пос. Кресты, окрестностям которого и посвящена книга «Южные тундры Таймыра». Северную границу подзоны южных тундр проводят по массовому распространению ольховника. На карте (Чернов, Матвеева, 1979) эта граница пересекает Пясину севернее 72 °с. ш., приблизительно в районе Песцового острова. Однако массовое распространение ольховника не достигает даже р. Агапы, т. е. эта граница находится южнее, хотя ольховник встречается и севернее. Авторы относят к плакорам и совершенно плоские поверхности, и скаты увалов, не отмечая значимые различия в их растительном покрове. Вместе с тем они уделяют внимание изменению растительности, обусловленному нанорельефом (скоплением бугорков, голыми пятнами, микрозападинами), полагая, что «пока эти изменения не столь существенны, . . .подобные фрагменты при обычных геоботанических описаниях рассматриваются в составе того сообщества, в котором они образовались» (с. 11). Получается, что при обычных геоботанических описаниях заметны различия, связанные с нанорельефом, а обусловленные макрорельефом остаются вне поля зрения.

К сожалению, в книге отсутствуют данные по соотношению площадей, занятых основными типами сообществ, хотя за 3 года работ такие оценки можно было сделать. Слабо освещена и связь растительности с рельефом (на единственном профиле не указана даже его длина и непонятно, каким образом профиль от реки к водоразделу имеет направление юг—север, если в таком же направле-

нии течет река). Очерк растительности в этой книге весьма детален и, безусловно, расширяет представления ботаников, работающих в тундровой зоне. Но его нельзя назвать фитосоциологическим, так как собственно ассоциативность растений в нем ничем не доказывается. Наоборот, неоднократные указания авторов на неоднородность разных тундр, на различную сочетаемость одних и тех же доминантов говорит, скорее, в пользу отсутствия ассоциативности или ее слабого выражения. Между тем при стационарных исследованиях установление степени ассоциирования растений в южных тундрах, как переходных от Бореальной области к Арктике, можно расценивать как одну из главных задач геоботанических исследований, тем более что даже в лесотундре кустарниковый и древесный ярусы формируются в значительной степени независимо друг от друга. Их дальнейшее взаимное развитие может приводить к отношениям различного взаимодействия, выяснение чего представляет еще одну важную задачу структурно-динамического подхода в геоботанике. В статье Н. В. Матвеевой и и Л. Л. Занохи такой подход реализуется только в отношении ольховника и *Salix lanata*, внедрение которой в разнотравно-моховые и ивково-разнотравно-моховые сообщества «ничего не меняет ни в составе, ни в структуре таких травяных сообществ» (с. 56). В то же время взаимные отношения динамики этих сообществ оставлены без рассмотрения. В их статье имеются неточности, касающиеся поведения видов. Например, *Salix hastata* зачислен в свиту ольховника, хотя этот вид чаще растет в приречных ивняках. *S. reptans* не признан авторами формациообразователем, хотя на песчаных берегах Дудыпты эта ива образует местами густые заросли до 0.5 м выс. Типология растительных сообществ в книге представляет собой лишь перечень элементов растительности, который может быть произвольно расширен или сужен в зависимости от того, как понимать ассоциацию, какую минимальную площадь занимают ее фитоценозы. Во всяком случае, никакой типологии авторы не дают и сами высказываются за возможность объединения некоторых своих ассоциаций. Придерживаясь структурно-динамического подхода и располагая соответствующими данными, они не приводят никаких обобщений по исследованному району в виде субординационных схем, например эколого-фитоценотических рядов. Это, как нам кажется, значительно обесценивает работу. По-видимому, отсутствие обобщающих схем связано с неуверенностью авторов при определении динамической тенденции некоторых тундр.

Флора сосудистых растений выявлена авторами «Южных тундр Таймыра» с полнотой, близкой к исчерпывающей. Она составлена 230 видами (в книге 241 вид за счет обозначения в качестве видов некоторых внутривидовых единиц).

Таким образом, подзона кустарниковых тундр Пясины весьма своеобразна по сравнению с другими секторами этой подзоны. Поэтому закономерен интерес к анализу жизненных форм в районе исследований, представленному Т. Г. Полозовой в той же книге. Она установила 25 дробных категорий жизненных форм, объединенных в более крупные, а также корреляции жизненных форм с географическим распространением, количественно подтвердив давно известные закономерности. К сожалению, автор не описала методику расчетов некоего коэффициента коллигации. Нет и ссылки на соответствующую литературу. Можно только догадываться, что при нахождении ожидаемого числа видов автор исходила из каких-то данных по пунктам из смежных подзон. Результаты корреляции жизненных форм видов и их активности вызывают сомнения. Естественно, что для установления ступеней активности необходим экологический анализ ландшафта для того, чтобы выделить типы местообитаний и в зависимости от их числа определить активность видов. Это в работе не сделано, поэтому столь странной кажется связь кустарников с I и II группами активности (наиболее активные виды). «Коэффициент коллигации» в этой связи составляет +733 % (у читателя невольно закрадывается мысль об отсутствии в цифре точки, отделяющей десятичные знаки, так как подобные проценты — явление

нереальное). Приведенные проценты означают, что число наблюдаемых активных видов кустарников превосходит число ожидаемых в 8.33 раза, т. е. при 5 наблюдаемых ожидаемых будет 0.6, но из сопоставлений, по каким районам этот показатель получен? Не слишком ли мало́ ожидание активности кустарников в подзоне кустарниковых тундр? Отметим еще, что 2 вида кустарников (*Salix dasyclados*, *S. viminalis*) в списке флоры, помещенном в книге, отсутствуют и, следовательно, в расчеты не вошли. Эти виды найдены нами в пойменных ивняках Пясины и Дудыпты в районе Крестов. Затем выясняется, что значение 733 % дают только 5 видов, другие 5 относятся к V группе с наименьшей активностью (спорадически встречающиеся), а в промежуточных группах III и IV кустарники отсутствуют, что также сомнительно, так как *Salix glauca* вряд ли может расцениваться как спорадический вид с узкой экологической амплитудой.

Попытка Полозовой найти количественные закономерности между жизненными формами видов, их географией и поведением в ландшафте, на наш взгляд, представляет начало пути, на котором следует искать более совершенные методы, в частности необходимо учитывать ландшафтные показатели как основу, от которой зависит строение местного растительного покрова. У нас нет уверенности, что данные, полученные в районе Крестов, будут полностью соответствовать данным других районов вдоль Пясины в пределах подзоны кустарниковых тундр с иным рельефом.

Заключительная глава книги является не столько синтезом данных по изучению окрестностей Крестов разными специалистами, сколько попыткой привести в соответствие разные понятия, бытующие в практике зонального деления, и ввести новые. Повышенный интерес к излагаемым точкам зрения вызван тем, что в более ранних работах (Чернов, 1978, 1980; Чернов, Матвеева, 1979; Соколов, Чернов, 1983) авторы затрагивали многие проблемные вопросы, разрешая их не лучшим образом, особенно, когда дело касается фактологической стороны. При явном недостатке информации они часто освещали эти вопросы неверно или искаженно. В рецензируемой работе многие из этих вопросов вновь обсуждаются таким же образом — высказываются соображения, не подтверждаемые даже материалами, содержащимися в книге, немало также банальных истин или словесных конструкций (например, «крупные экологические категории», «качественно новые таксоны»). Авторы пытаются биогеографические закономерности, полученные по Западному Таймыру, распространить на всю тундровую зону, но это им плохо удается из-за недостатка сведений по другим секторам этой зоны.

Мысль о том, что кочкарники на северо-востоке Азии замещают кустарниковые сообщества, равносильна утверждению, что полярные пустыни по берегам Ледовитого океана замещают тропические джунгли, которые там существовали бы, будь на то условия.

Ведущая роль мхов не является критерием монолитности тундровой зоны, так как такую же роль мхи имеют в лесотундре и в северной тайге. Тундровую зону исстари выделяют по ее безлесью. Тяготение видов к какой-либо подзоне тундровой зоны не означает отсутствия вообще тундровых или арктических видов. А более тесную приуроченность видов к тундровым подзонам по сравнению с лесными подзонами необходимо доказать на массовом материале.

В работе А. А. Григорьева (1970) Субарктика действительно выделена в аспекте концепции физико-географических сред, но вещественными ее признаками были для автора характер растительного покрова и предопределяющие его гидротермические условия. Он пишет: «Субарктический пояс, по характеру своего растительного покрова именуемый также тундровой зоной, обнимает как субарктические, так и арктические тундры геоботаников» (с. 255). Поэтому утверждение авторов, что «Субарктика по отношению к тундровой зоне смещена к югу» (с. 195), — весьма произвольно. Стержнем концепции Григорьева

является установление причинно-следственных отношений в природе, в том числе зависимости биоты от физико-географических условий. Это придает концепции динамический характер, ведущий к принципу актуализма, который пока незаменим в палеогеографии. Таким образом, концепция Субарктики шире как в пространственном, так и в смысловом отношениях концепции Гипоарктики. Отстаивая флористический смысл Гипоарктики, авторы, однако, не делают попытки выделить еще один пояс по фаунистическим критериям. А почему бы и нет, если следовать их логике? Вместо этого они одобряют использование понятия Гипоарктика зоологами и одновременно осуждают то, что отдельные подзоны тундры и тайги названы гипоарктическими, полагая, что зональные категории выделяются «по главным особенностям структуры растительного покрова» (с. 194). С этим невозможно не согласиться, но получается, что северная граница лесов не является «главной особенностью». Обсуждение того, что считать зональным, а что не считать, как соотносить категории разных авторов, к тому же нередко толкуемых произвольно (например, «флористические критерии Гипоарктики»), — встречается во многих работах Ю. И. Чернова. Уделяя много внимания зональным категориям ландшафта, Чернов практически обходит вопросы строения ландшафтов, физико-географического фона составляющих их элементов. Поэтому ряд его положений противоречив. Так, ольшаники у него то экстразональные включения в южных тундрах (Чернов, 1978), то зональный признак южных тундр. Автор не различает увалы и равные им обширные поднятия, называет их совокупно плакорами. Выделяя интразональные категории, он не отмечает, что в них происходят зональные изменения растительности (например, на приречных ярах). Вместо анализа среды он вводит понятие «закон выравнивания среды», означающее смену местообитаний растениями и животными при распространении к северу. Последнее широко представлено в природе, но при чем тут выравнивание среды? Можно говорить о выравнивании среды лишь тогда, когда речь идет о слаборасчлененных ландшафтах, особенно близ океана в условиях жесткого климата. Именно поэтому существуют «полярные пустыни». Представленные на полуостровах и островах Ледовитого океана «полярные пустыни» обязаны своим существованием полуостровному и островному эффектам, нивелирующим средовые различия разных элементов рельефа, в результате чего обедняется живое население. Таким образом, «полярные пустыни» представляют собой экологическую категорию ландшафта, обусловленную малой площадью выделов, а не географическую. Доказывается это именно тем, что с увеличением площади отдельных частей полярных пустынь они переходят в категорию арктических тундр, как например на Земле Пири.

Утверждение, что «на значительной территории северо-востока Азии вообще невозможно выделить зональные пределы распространения растений и животных» (с. 196), ошибочно, так как такие пределы там очень четкие и «сложная мозаика группировок» этому не мешает.

Чернов прав в том, что не существует однозначной классификации географического распространения растений. Однако его утверждение: «к гипоарктическим относят виды, которые за пределами тундровой зоны встречаются не южнее северотаежных районов» (с. 199) — неверно. Гипоарктические доминанты *Betula nana*, *Eriophorum vaginatum* и другие виды обычны на болотах средней и даже южной тайги (например, в Ленинградской обл.).

В заключение отметим, что стационарное многолетнее исследование различных ландшафтов совершенно необходимо для понимания природных процессов. Но столь же необходимо высокое качество этих исследований, чтобы на современном этапе они отличались от исследований, осуществленных полстолетия назад. Важным элементом таких исследований должно быть инструментальное изучение динамики среды и выяснение зависимости от нее растительного покрова. Показательно, что в книге «Южные тундры Таймыра» приведены

примеры суточного хода температур всего за 4 дня, а условия увлажнения, видимо, вовсе не изучены, хотя рассуждений о среде в книге немало.

Пути исследования связей растительности со средой уже давно проторены, примером тому может служить книга «Топология степных геосистем» (1970). На основе этих связей и реализуется структурно-динамический подход в изучении растительности. А именно о таком подходе пишут авторы «Южных тундр Таймыра». Однако если сравнить их информационный выход с таковым, например, книги А. А. Крауклиса (1979), то расхождение в объеме и качестве выводов кажется очень большим. Примеров современного уровня стационарных исследований очень много и перечислить их нет возможности, но назовем работы D. French (1974, 1981), свидетельствующие о качественно ином понимании задач в исследовании тундровой растительности. Что же касается споров в науке, то они бесконечны, и важно, чтобы они не образовывали замкнутый круг.

ЛИТЕРАТУРА

Григорьев А. А. Типы географической среды. М.: Мысль, 1970. 550 с. — *Крауклис А. А.* Проблемы экспериментального ландшафтоведения. Новосибирск: Наука, 1979. 232 с. — *Соколов В. Е.*, *Чернов Ю. И.* Арктические экосистемы: особенности их организации, развития и проблемы охраны. — Природа и ресурсы, 1983, т. 19, № 3, с. 8—12. — *Топология* степных геосистем. Л.: Наука, 1970. 174 с. — *Чернов Ю. И.* Структура животного населения Субарктики. М: Наука, 1978. 166 с. — *Чернов Ю. И.*, *Матвеева Н. В.* Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 166—200. — *French D. D.* Classification of IBP Tundra biome sites based on climate and soil properties. — In: Soil organisms and decomposition in tundra. Stockholm, 1974, p. 3—25. — *French D. D.* Multivariate comparisions of IBP tundra biome site characteristics. — In: Tundra ecosystems: a comparative analysis. Cambridge, 1981, p. 47—75.

Ю. П. Кожевников.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 11 V 1987.

CONTENTS

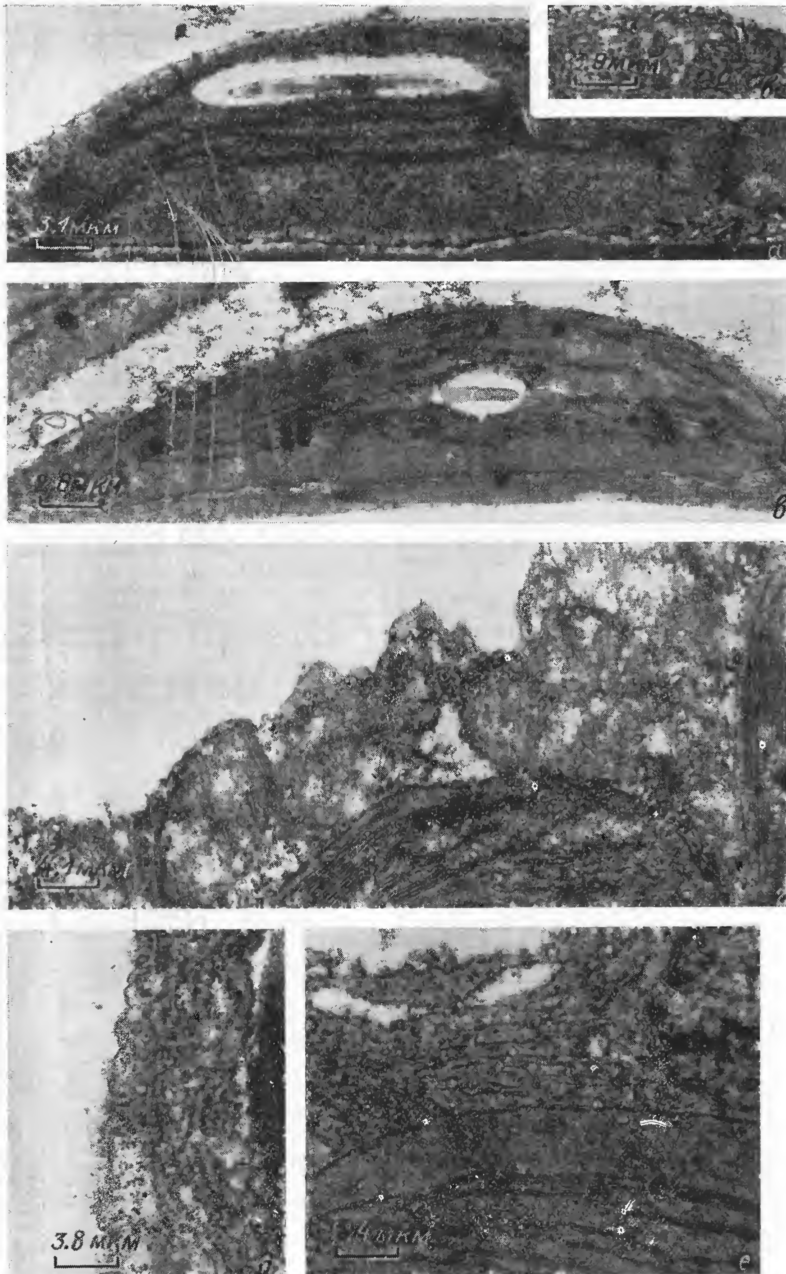


Таблица I. Фрагменты клеток мезофилла.

а, б — *Oxytropis lapponica* (2600 м над ур. м.): *а* — хлоропласт, *б* — митохондрия; *в—д* — *O. lapponica* (3450 м над ур. м.): *в* — хлоропласт, *г* — скопление митохондрий, *д* — эндоплазматический ретикулум; *е* — эндоплазматический ретикулум и фрагмент хлоропласта *O. chionobia* (3450 м над ур. м.).

I Зак. 2079

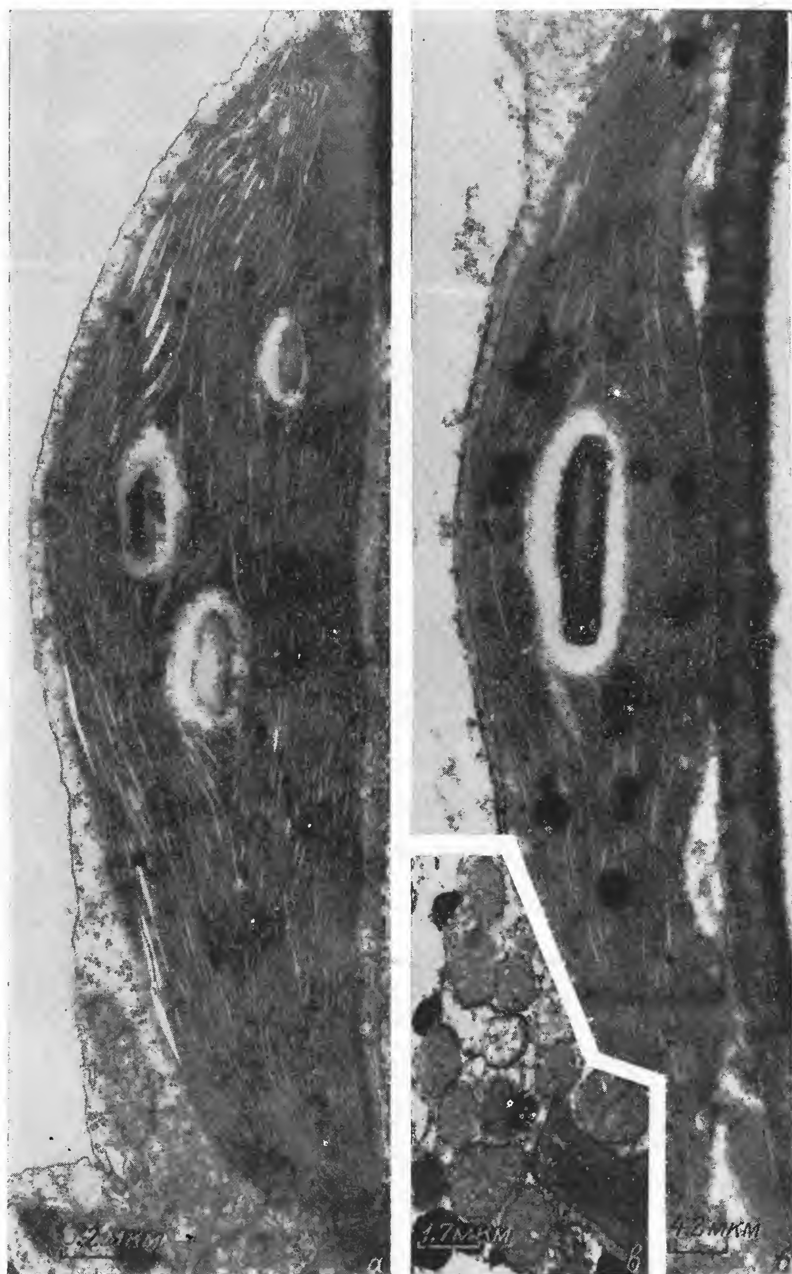


Таблица II. Фрагменты клеток мезофилла.

а — *Geranium collinum* (1450 м над ур. м.): хлоропласт и митохондрия; *б*, *в* — *G. collinum* (3250 м над ур. м.): *б* — хлоропласт, *в* — скопление митохондрий.

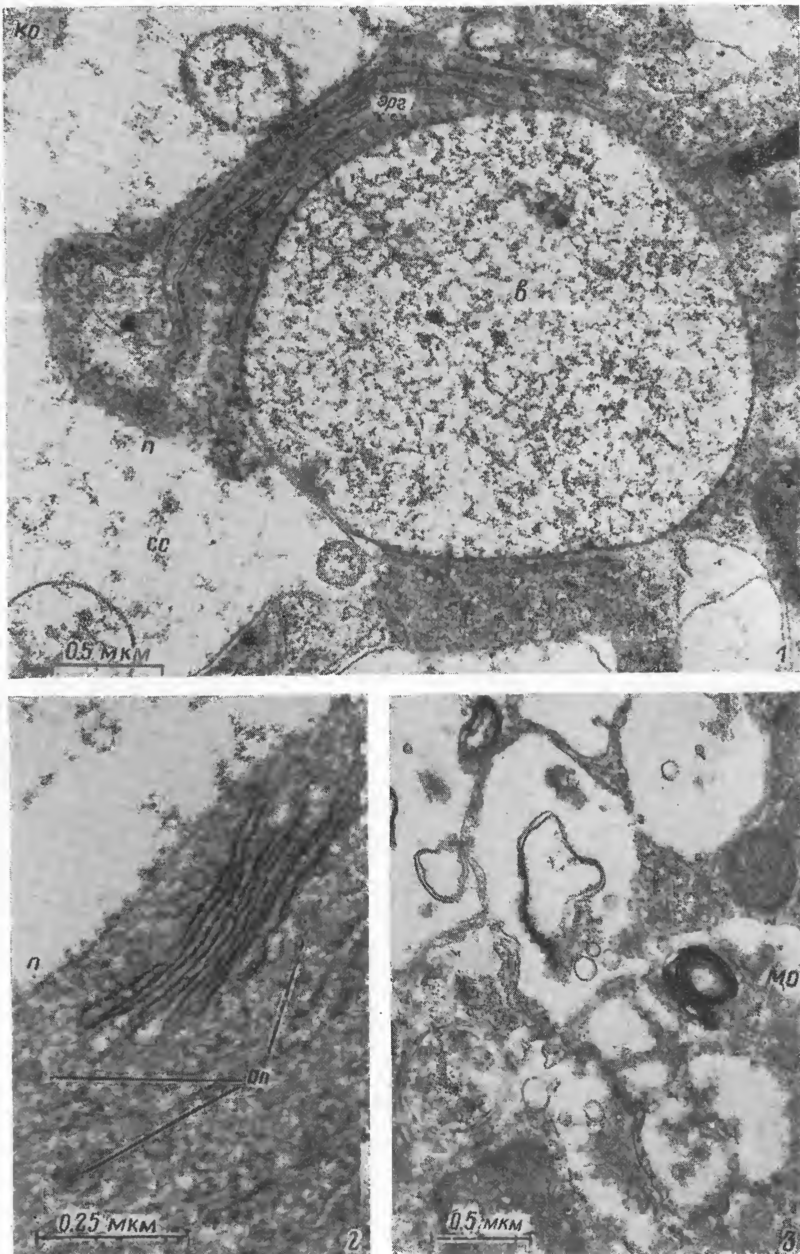


Таблица I. Фрагменты цитоплазмы секреторных клеток пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* после стимуляции.

1 — интактная вакуоль с фибриллярным содержимым и частично опустошенный слизистый слой, 4 ч стимуляции; *2* — диктиосома с окаймленными пузырьками, 1.5 ч стимуляции; *3* — локальный автолиз цитоплазмы, 5 сут стимуляции. *в* — вакуоль, *ко* — клеточная оболочка, *мо* — миелиноподобное образование, *оп* — окаймленный пузырек, *п* — плазмолемма, *сс* — слизистый слой, *эрг* — эргастоплазма.

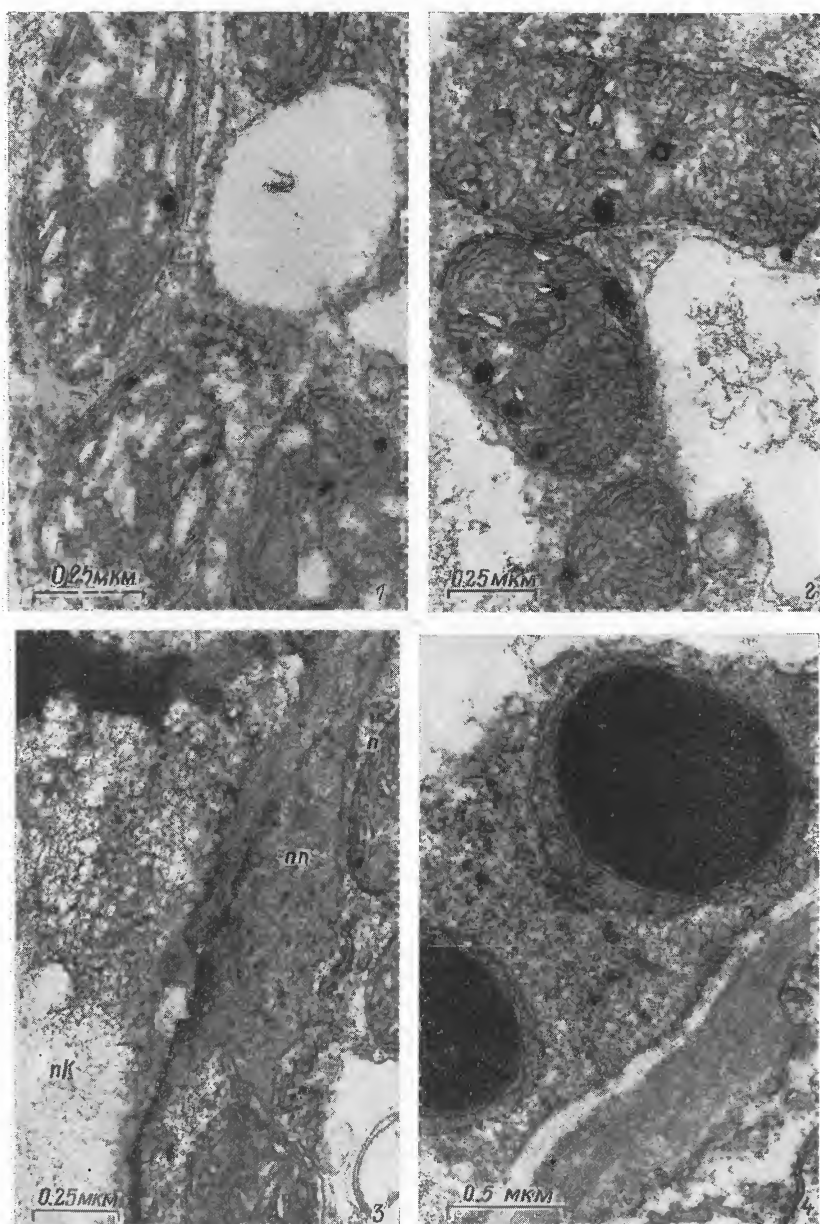


Таблица II.

1 — митохондрии в секреторных клетках пищеварительных желез *Pinguicula vulgaris*, 4 ч стимуляции; 2 — митохондрии в секреторных клетках, 5 сут стимуляции; 3 — образование периплазматического пространства в верхнем отделе латеральной стенки барьерной клетки, 4 ч стимуляции; 4 — включения в лейкопласте барьерной клетки, 2 сут стимуляции. *пК* — поясок Каспари, *пп* — периплазматическое пространство; остальные обозначения, как на табл. I.

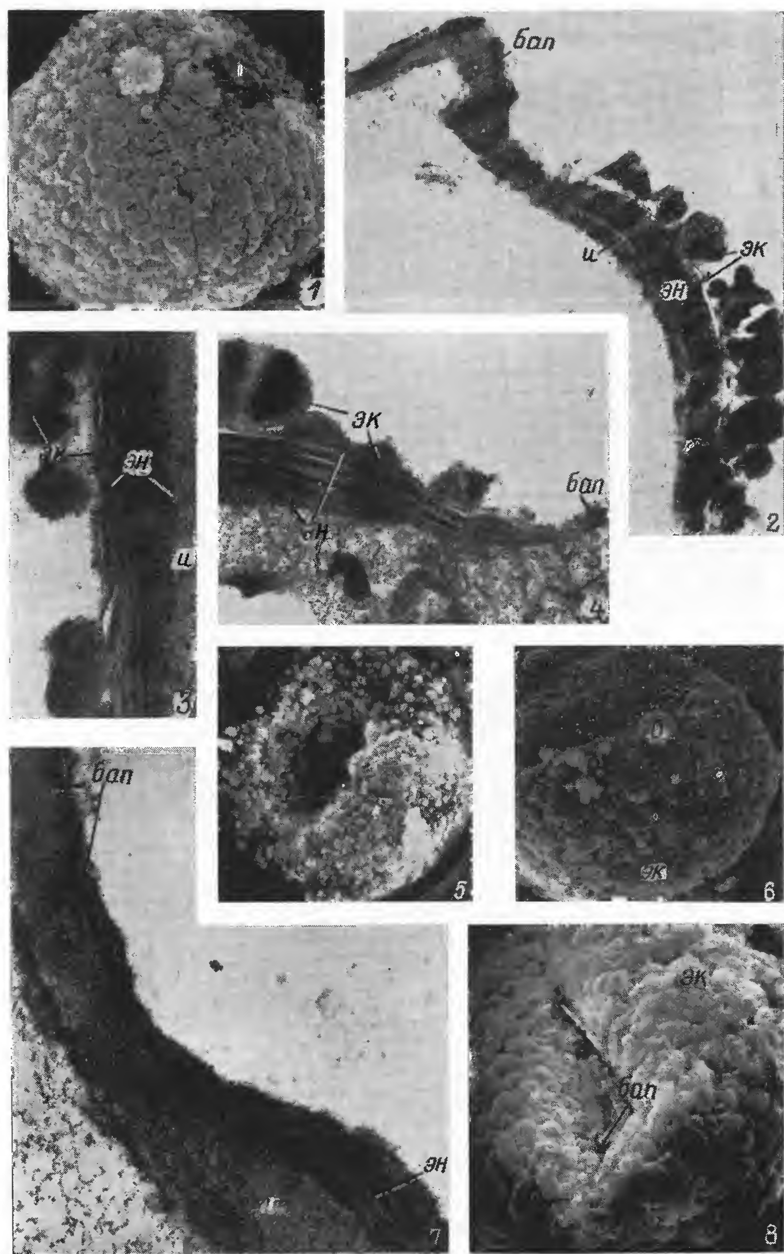


Таблица I. *Sciadopitys verticillata*. Строение оболочки дистальной части пыльцевого зерна.

1 — ×3000, *2* — ×7500, *3* — ×18 000, *4* — ×18 000, *5* — ×1500, *6* — ×1500, *7* — ×18 000, *8* — ×3900. *1*, *5*, *6*, *8* — СЭМ; остальные — ТЭМ. *и* — интина, *бап* — бороздовидная апертура, *о* — орбикула, *эк* — эктэкзина, *эн* — эндекзина.

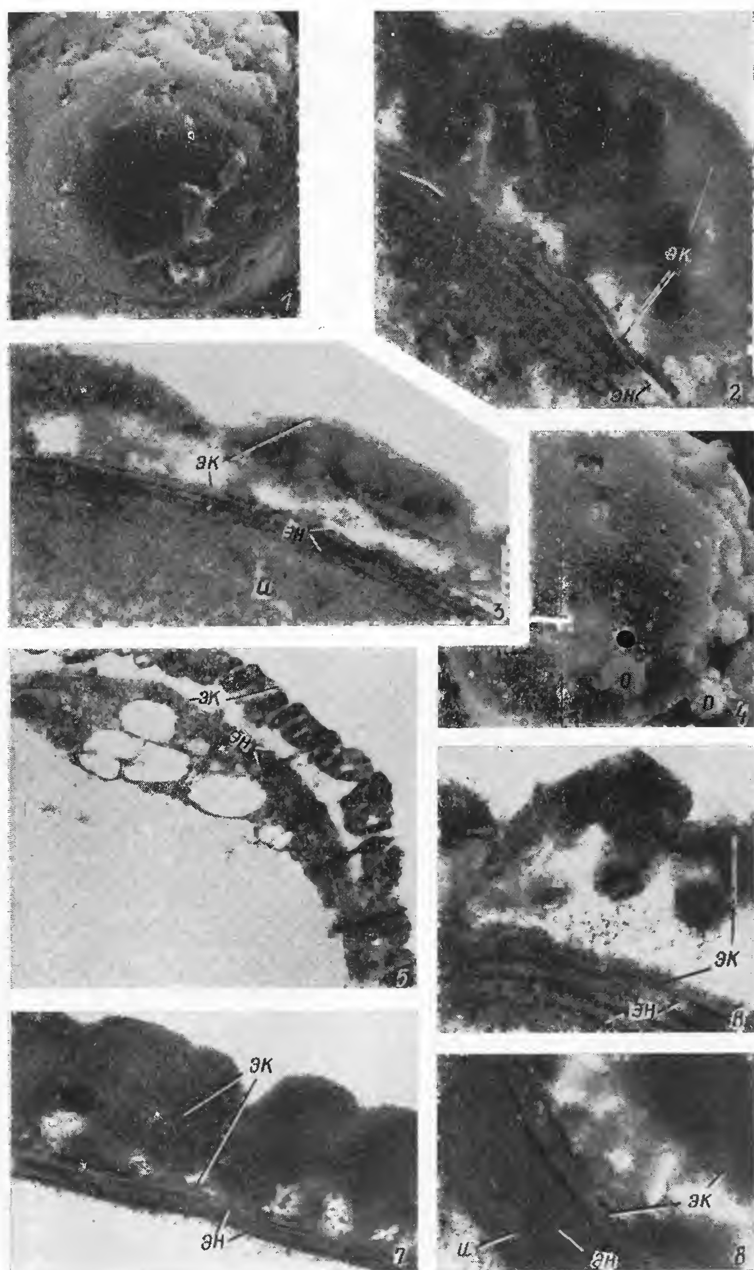


Таблица II. *Sciadopitys verticillata*. Строение оболочки проксимальной части пыльцевого зерна.

1 — ×3900, *2* — ×18 000, *3* — ×14 000, *4* — ×3900, *5* — ×4500, *6* — × 18 000, *7* — ×14 000, *8* — ×24000. *1*, *4* — СЭМ; остальные — ТЭМ. Обозначения, как на табл. 1.

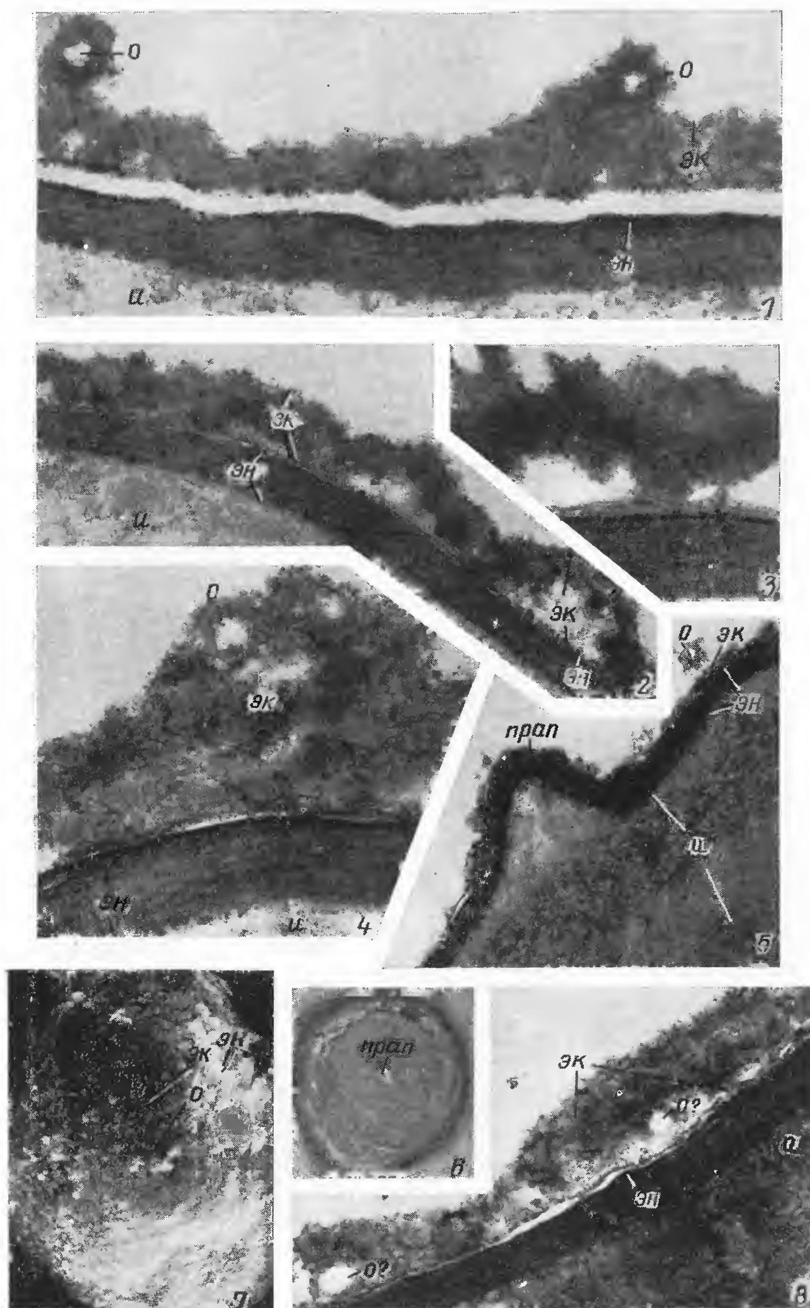


Таблица III. *Cunninghamia lanceolata.*

1—4, *7*, *8* — строение оболочки проксимальной части пыльцевого зерна; *5*, *6* — то же дистальной части.

1 — ×24 000, *2* — 13500, *3* — ×32 000, *4* — ×24 000, *5* — × 10500, *6* — ×580, *7* — ×1800, *8* — ×13500. *6* — СМ *7* — СЭМ, остальные — ТЭМ. *прап* — поровидная апертура. Остальные обозначения, как на табл. 1.

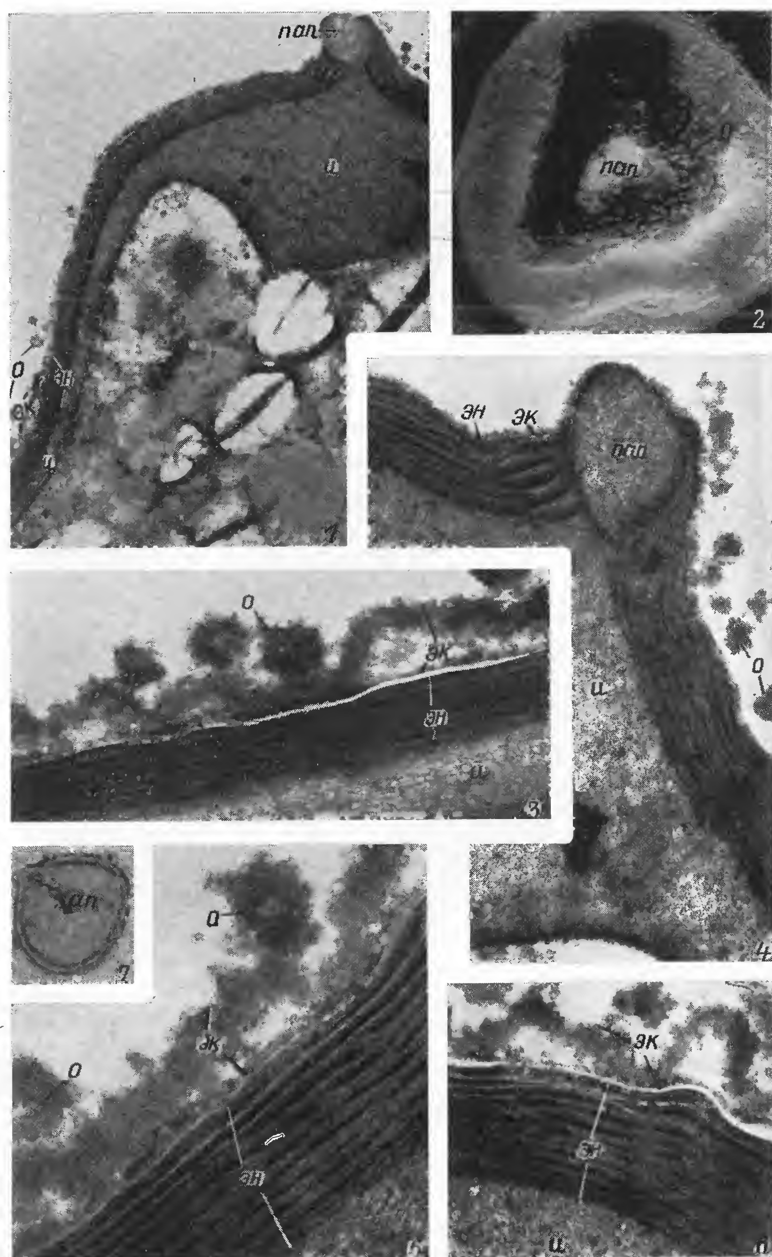


Таблица IV. *Metasequoia glyptostroboides.*
1, 2, 4 — строение оболочки дистальной части пыльцевого зерна; *3, 5, 6* — то же проксимальной части; *7* — общий вид пыльцевого зерна.

1 — ×7500, *2* — ×4800, *3* — ×20 000, *4* — ×18 000, *5* — ×45 000, *6* — ×33 000, *7* — ×500. *2* — СЭМ, *7* — СМ, остальные — ТЭМ. *пап* — папилловидная апертура. Остальные обозначения, как на табл. 1.

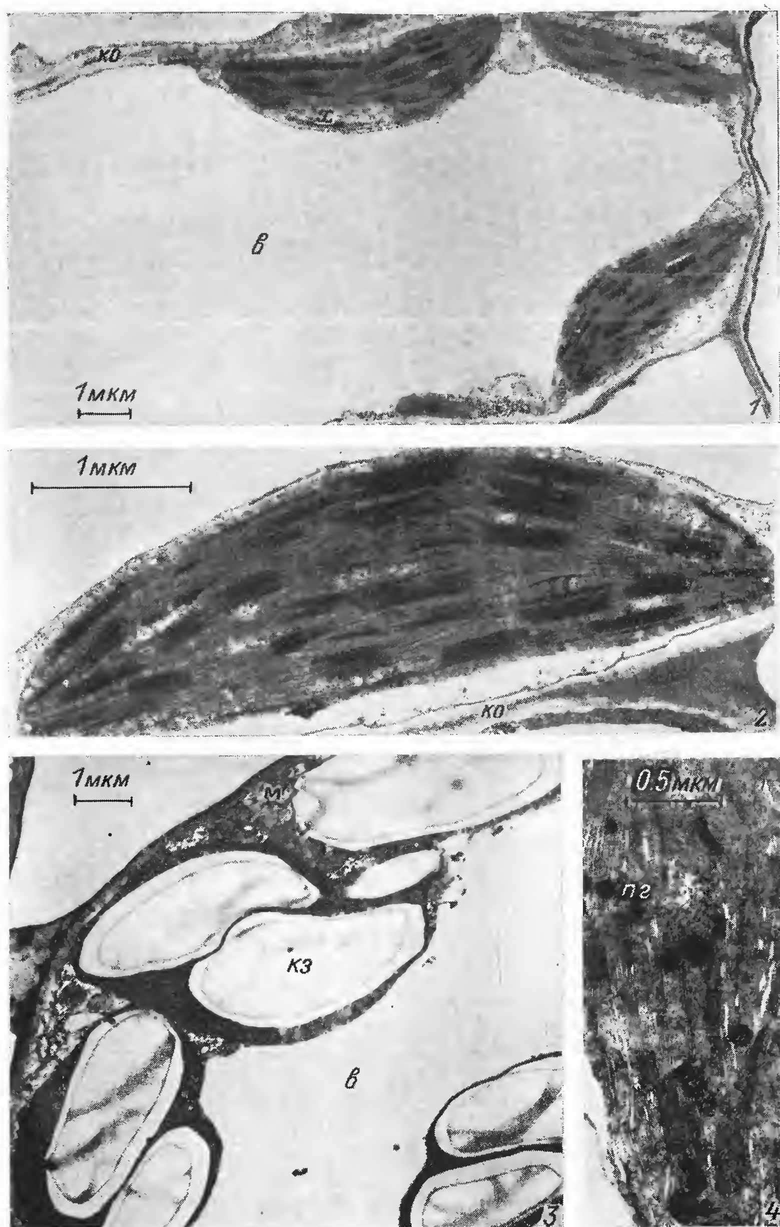


Таблица I. Фрагменты клеток мезофилла листьев *Tradescantia albiflora*, выросших при 25/20° (*1*, *2*) и 15/10° (*3*); выросших при 25/20° и на 21 сут помещенных при 15/10° (4).

1, *3* — общий вид; *2*, *4* — хлоропласты. *в* — вакуоль, *кз* — крахмальное зерно, *ко* — клеточная оболочка, *м* — митохондрия, *пг* — пластоглабула, *х* — хлоропласт.

К с. 47

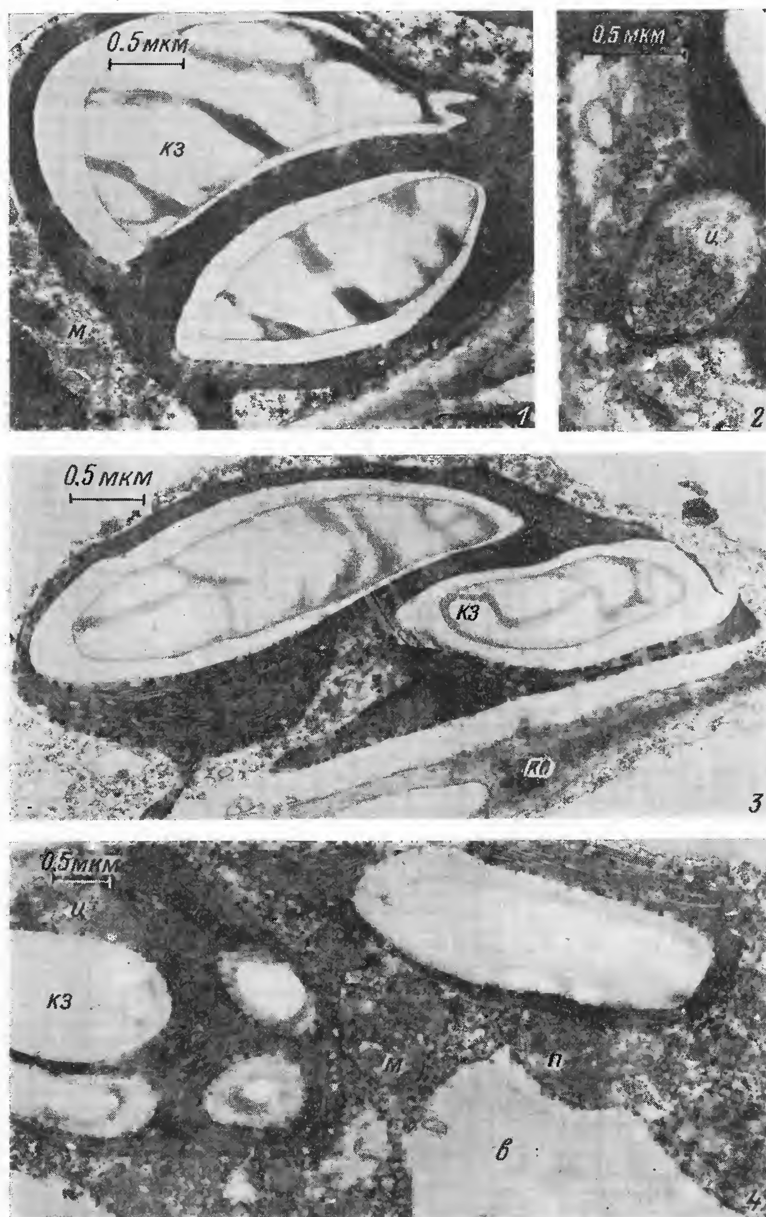


Таблица II. Фрагменты клеток мезофилла листьев *Tradescantia albiflora*, выросших при 15/10° (*1*, *2*), при 25/20° и помещенных при 15/10° на 7 сут (*3*) и на 21 сут (*4*).

1, *3* — хлоропласты с выростами; *2* — фрагмент хлоропласта с инвагинацией; *4* — хлоропласты, митохондрии и пероксисомы. *и* — инвагинация, *п* — пероксисома; остальные обозначения, как на табл. I.

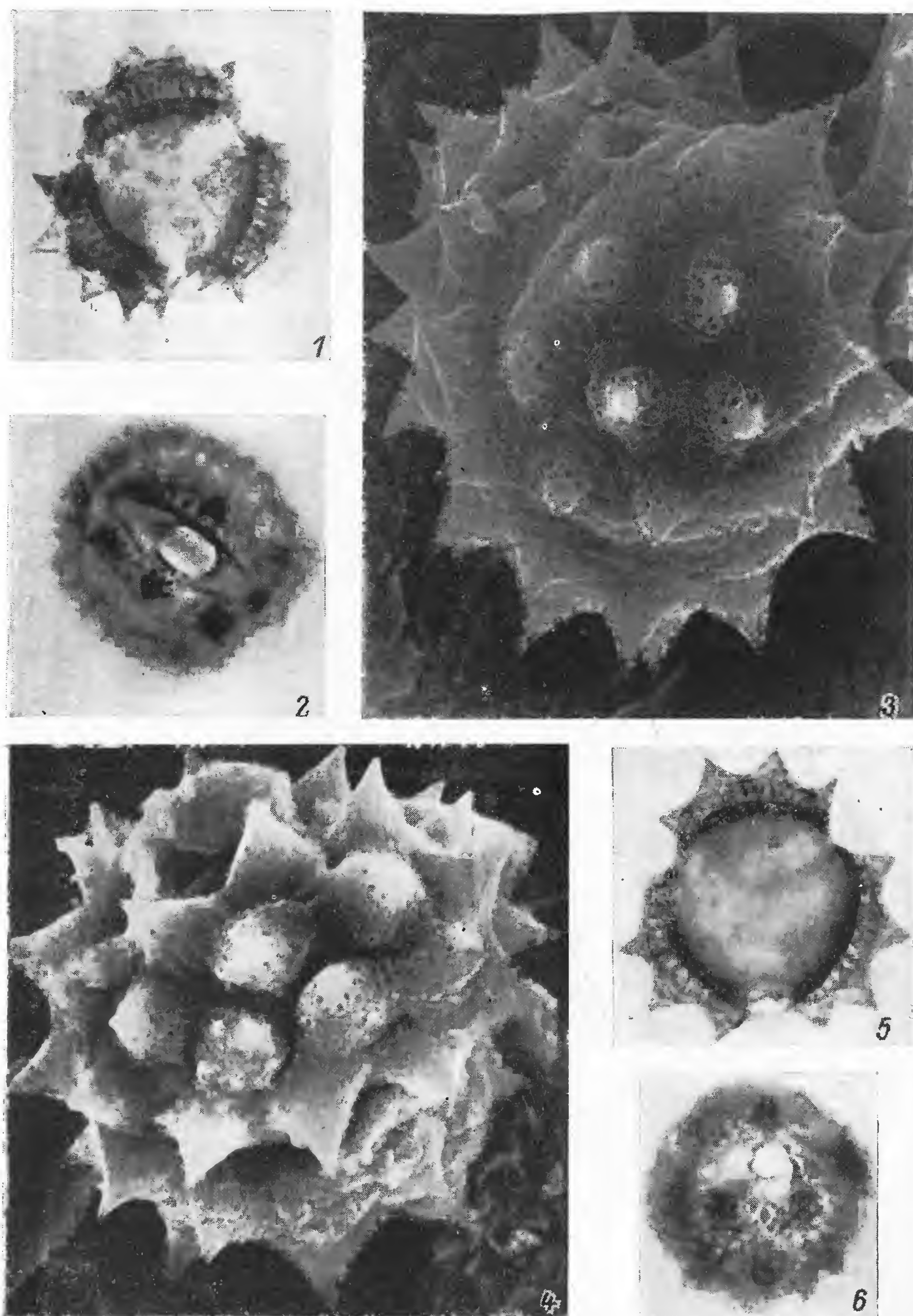


Таблица I.

1—3 — Anthemis carpatica (*1, 2* — ×1000, *3* — ×3200); *4—6* — *Lonas inodora* (*4* — ×3200, *5, 6* — ×1000).

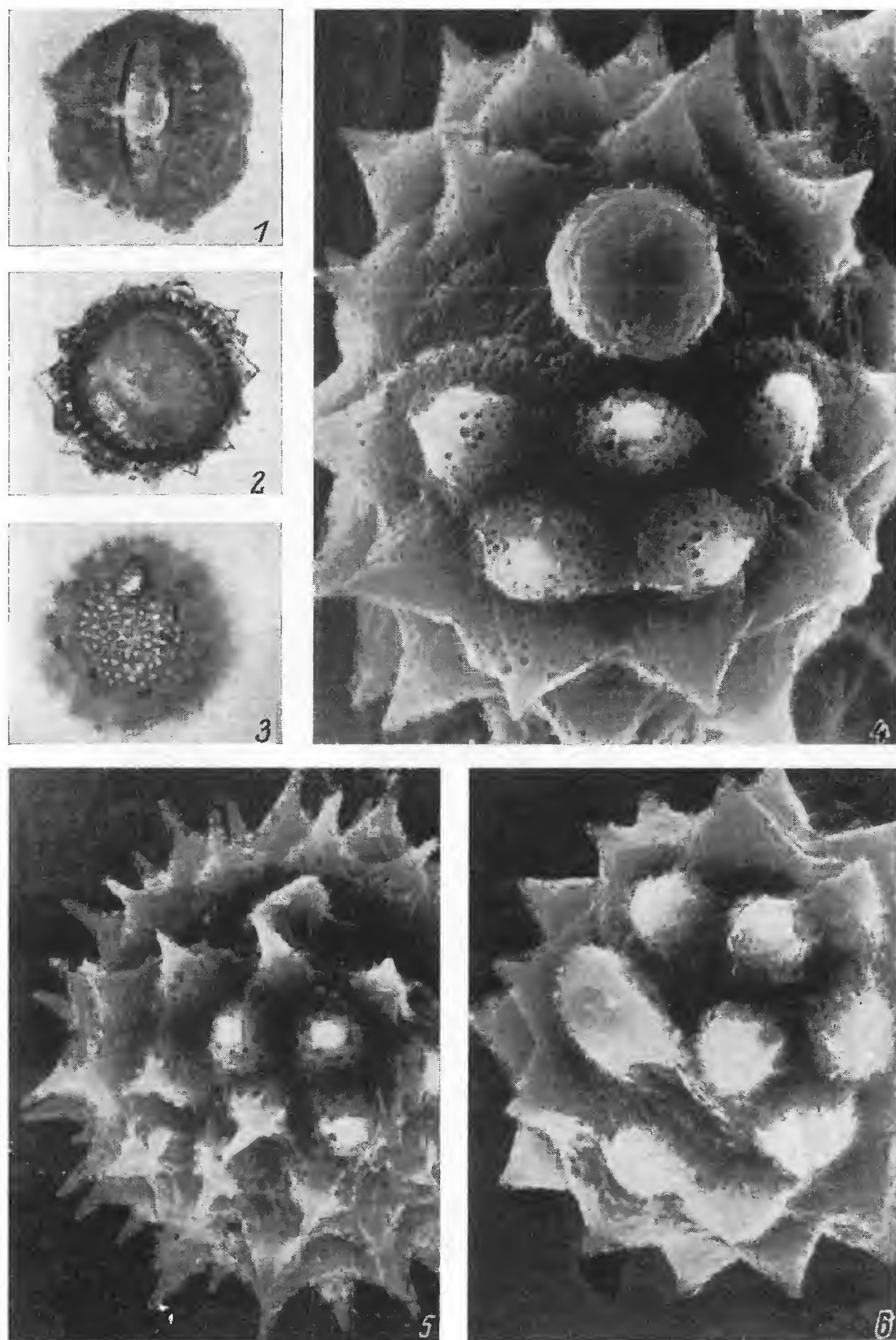


Таблица II.

1—4 — Cladanthus arabicus (*1—3* — ×1000, *4* — ×4400); *5 — Santolina viridis* (×3000); *6 — Lasiospermum brachyglossum* (×3200).

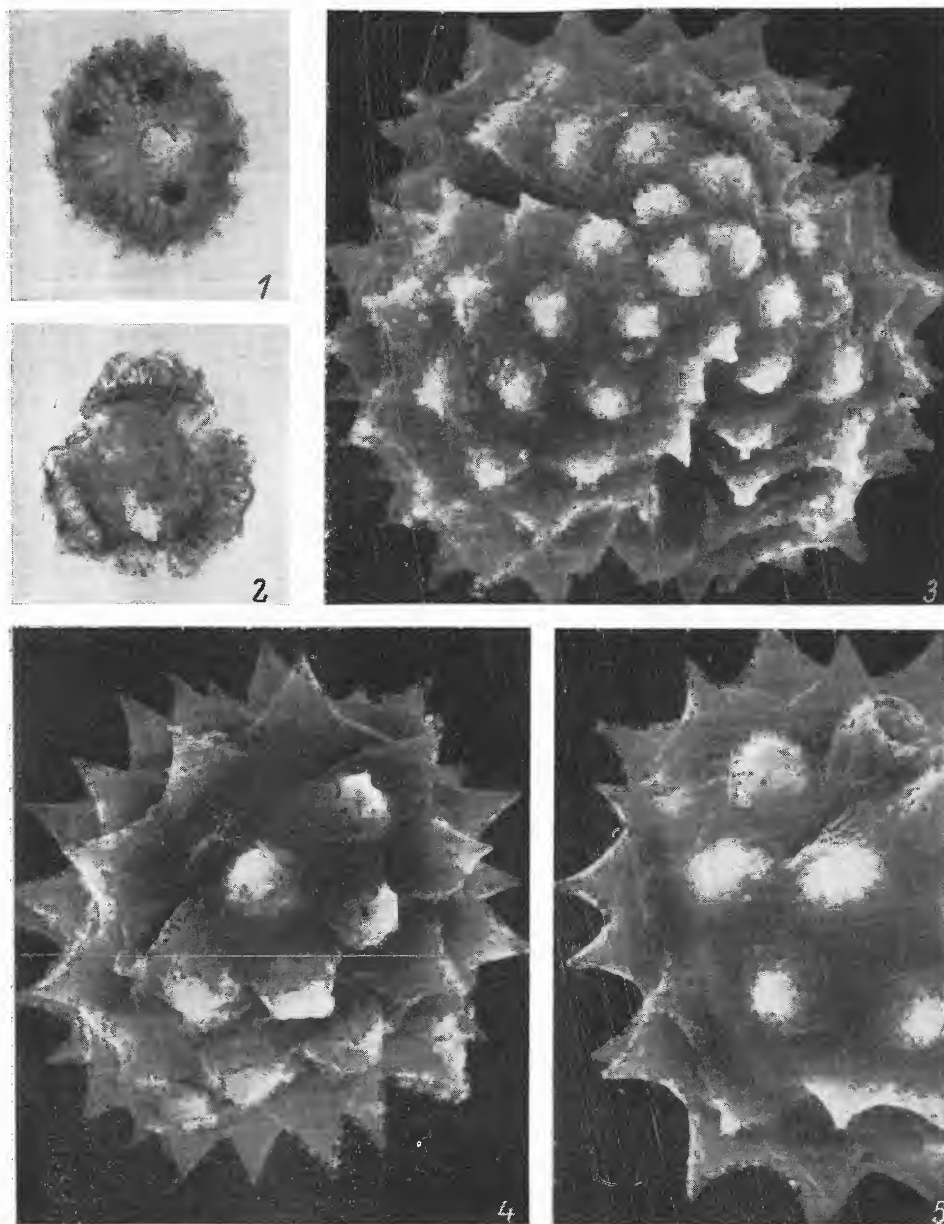


Таблица III.

1, 2, 4 — *Anacyclus clavatus* (*1, 2* — ×1000, *4* — ×3000); *3* — *Eriocephalus scariosus* (×4000); *5* — *Diotis candidissima* (×3200).

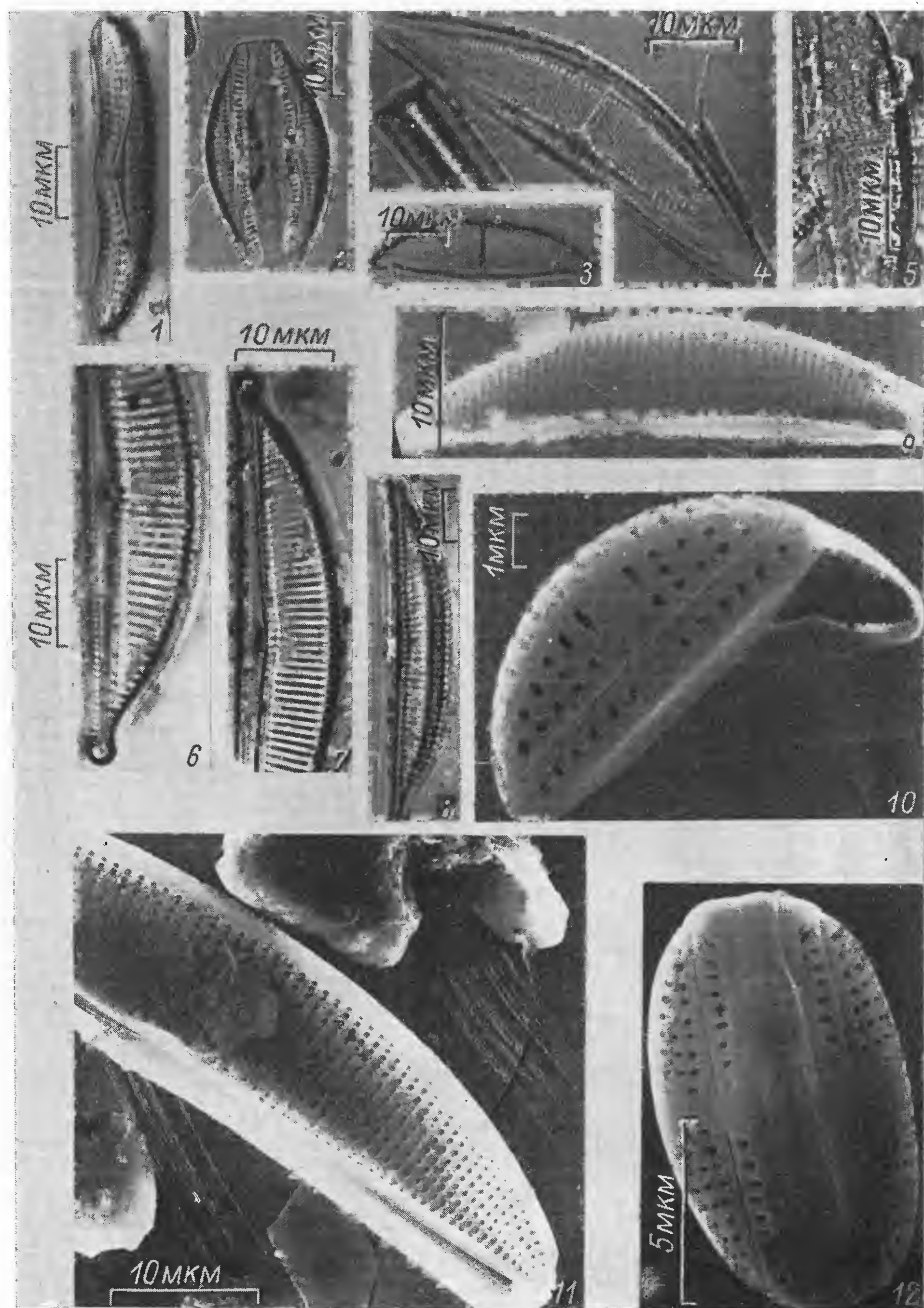


Таблица I.

1 — створка *Amphora crassa* в световом микроскопе (СМ); *2* — панцирь *A. proteus* с брюшной стороны (СМ); *3* — створка *A. ostrearia* с внутренней стороны (СМ); *4*, *5* — структура внутренней (*4*) и наружной (*5*) поверхностей створок *A. acuta* (СМ); *6—8* — внутренняя поверхность створок *A. caroliniana* (СМ); *9*, *11* — структура внутренней поверхности *A. proteus* (СЭМ); *10*, *12* — *A. pediculus*, структура наружной поверхности створки и панциря (СЭМ).

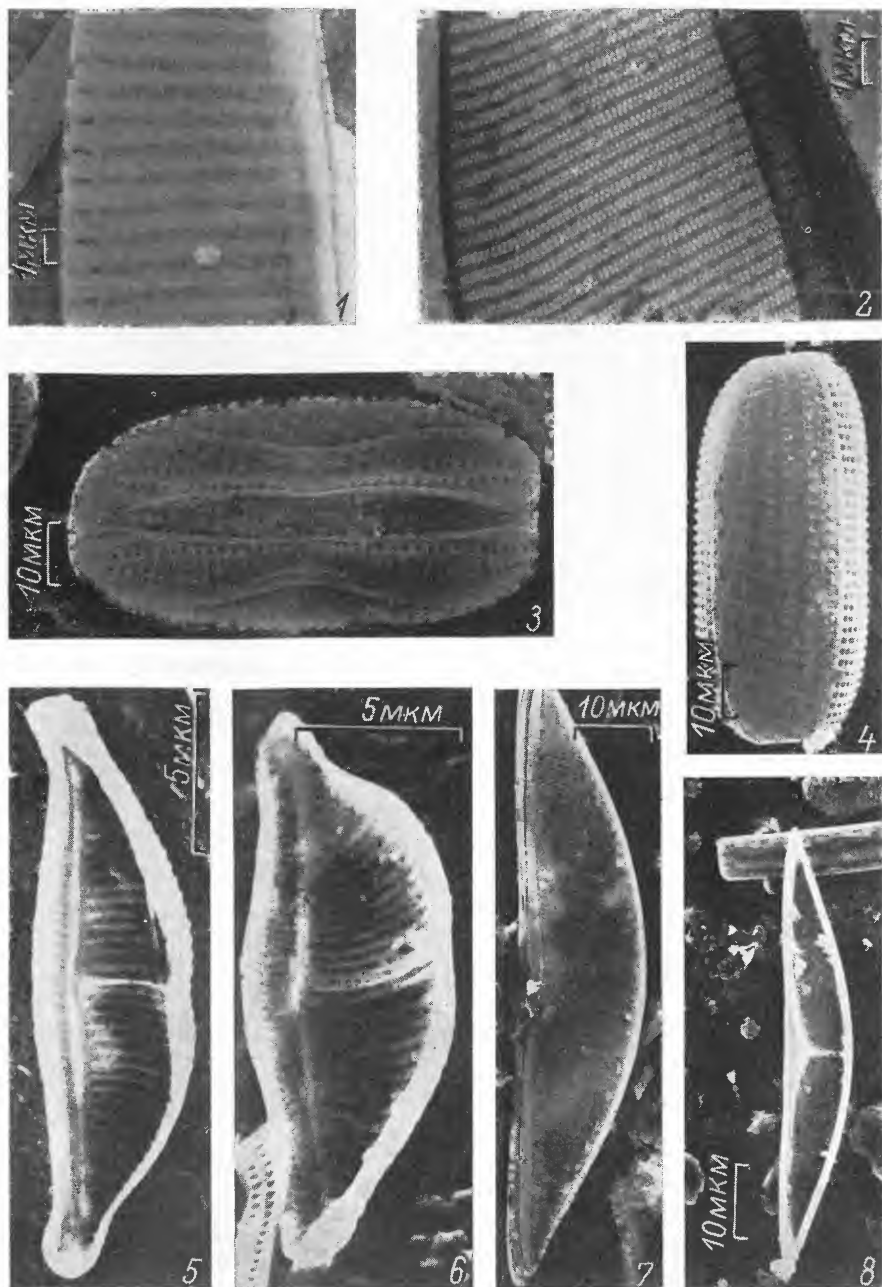


Таблица II.

1, 2 — *Amphora hyalina*, структура наружной поверхности створки в СЭМ (1) и ТЭМ (2); 3, 4 — строение панциря *A. crassa* с брюшной (3) и спинной (4) сторон (СЭМ); 5, 6 — внутренняя поверхность *A. coffeaeformis* var. *angularis* (СЭМ); 7, 8 — *A. acuta*, наружная (7) и внутренняя (8) поверхности створки в СЭМ.

К ст. Т. И. Кравцовой, с. 127

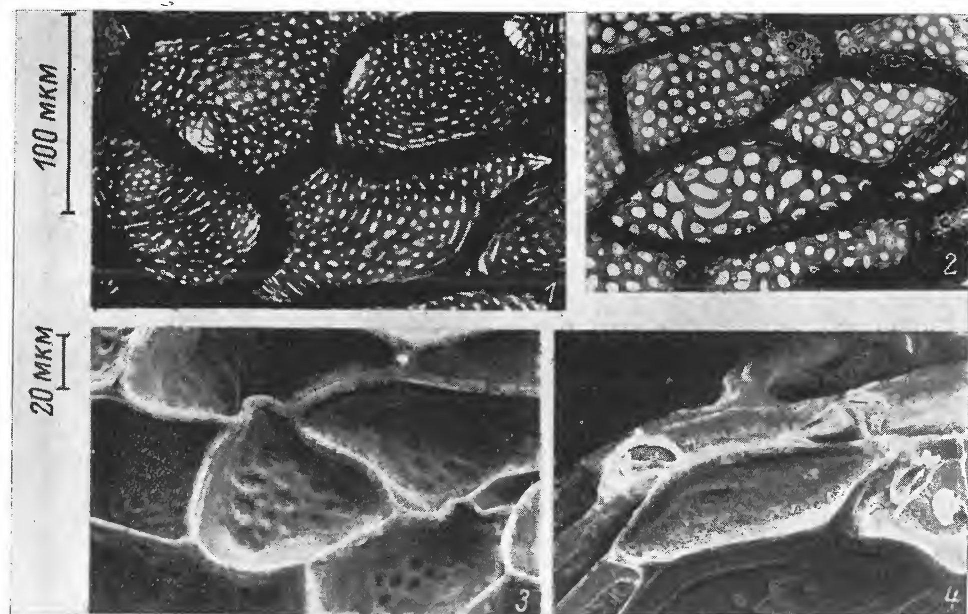


Таблица. Клетки эпидермы семенной кожуры у представителей сем. *Orobanchaceae*.

1 — *Orobanche coerulescens*; 2 — *O. sulphurea*, препараты, приготовленные по усовершенствованной методике Granel de Solignac; 3 — *O. sulphurea*; 4 — *Phelipanche cilicica*, семенная кожура под сканирующим электронным микроскопом.

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 90 к.

Индекс
70056